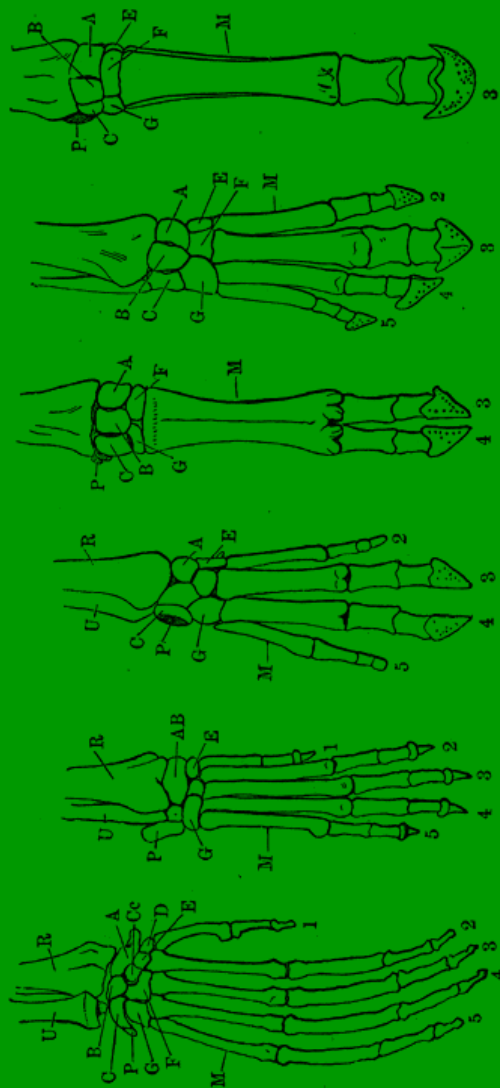


Filosofia da Biologia

Paulo C. Abrantes
e colaboradores



Filosofía de la Biología

Segunda Edição

Editora do PPGFIL-UFRRJ

Núcleo de Lógica e Filosofia da Ciência

nulfc.org

Organizador

Paulo C. Abrantes

FILOSOFIA DA BIOLOGIA

2ª edição
Seropédica, RJ
PPGFIL-UFRRJ
2018

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - UFRRJ

Reitor: Ricardo Berbara

Vice-Reitor: Luiz Carlos Oliveira Lima

Pró-Reitor de Pesquisa e Pós-Graduação: Alexandre Fortes

Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Filosofia: Affonso Henrique Vieira da Costa

EDITORA DO PPGFIL-UFRRJ



www.editorappgfilufrj.org

Editor-chefe: Cristiane Almeida de Azevedo

Editor adjunto: Francisco José Dias de Moraes

Comitê Editorial

Affonso Henrique Costa

Alessandro Bandeira Duarte

Danilo Bilate

José Nicolao Julião

Renato Valois

Walter Valdevino Oliveira Silva

Conselho Editorial

Abilio Azambuja Rodrigues Filho (UFMG)

Antônio Augusto Passos Videira (UERJ)

Arley Ramos Moreno (Unicamp)

Domenico M. Fazio (Università del Salento – Itália)

Edgar de Brito Lyra Netto (PUC-RJ)

Eduardo Brandão (USP)

Ernani Pinheiro Chaves (UFPA)

Evandro Barbosa (UFPE)

Fernando José de Santoro Moreira (UFRJ)

Gilvan Luiz Fogel (UFRJ)

Guido Antônio de Almeida (PPGLM-UFRJ / PRO-NEX-CNPq)

Helder Buenos Aires de Carvalho (UFPI)

Julio Cesar Ramos Esteves (UENF)

Luisa Severo Buarque de Holanda (PUC-RJ)

Marco Antonio Caron Ruffino (UNICAMP)

Marco Antonio Valentim (UFPR)

Marcos Fanton (UFPE)

Maria Aparecida de Paiva Montenegro (UFCE)

Maria Lucia Mello e Oliveira Cacciola (USP)

Markus Figueira da Silva (UFRN)

Pedro Sússekind Viveiros de Castro (UFF)

Rodrigo Antonio de Paiva Duarte (UFMG)

Tiegue Vieira Rodrigues (UFMT)

Walter Gomide do Nascimento Junior (UFMT)

Editores: Alessandro Duarte e Robinson Guitarrari

Revisão: Alessandro Duarte e Robinson Guitarrari

Diagramação: Alessandro Duarte e Robinson Guitarrari

Foto na capa: Meyers Konversionlexikon (1888), retirada do wikipedia <https://pt.wikipedia.org/wiki/Ficheiro:Handskelett_MK1888.png>

Filosofia da biologia [recurso eletrônico] / Paulo C. Abrantes (Org.) – Seropédica, RJ: PPGFIL-UFRRJ, 2018.

662 p.

ISBN 978-85-68541-04-3

1. Filosofia da biologia. 2. Darwinismo . 3. Cultura, comportamento e evolução. 4. Evolução e desenvolvimento. I. Título. II. Abrantes, Paulo C.

ISBN 978-85-68541-04-3



Creative Commons 2018 Editora do PPGFIL - UFRRJ

Este trabalho está licenciado sob a Licença Creative Commons - Atribuição Não Comercial Sem Derivações 4.0 Internacional.

Software Livre

Este livro foi produzido com os seguintes programas livres: $\text{\LaTeX} 2_{\epsilon}$ (<https://latex-project.org/ftp.html>), LyX (<https://www.lyx.org/>) e Scribus (<https://www.scribus.net/>).

SOBRE OS AUTORES

Alejandro Rosas

Doutor em Filosofia, Universidade de Münster, Alemanha. Professor Associado do Departamento de Filosofia da Universidade Nacional da Colômbia.

Charbel Niño El-Hani: Doutor em Educação pela Universidade de São Paulo (USP). Professor Titular do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA).

Claudia de Alencar Serra e Sepúlveda

Mestre e Doutora em Ensino, Filosofia e História das Ciências da Universidade Federal da Bahia (UFBA)/Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS). Professora do Departamento de Educação da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS).

Diogo Meyer

Doutor em Biologia pela Universidade da Califórnia, Berkeley. Professor do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva da Universidade de São Paulo (USP).

Estela Yolanda Santilli

Mestre em Filosofia, Universidade Simón Bolívar, Caracas, Venezuela. Professora titular da Universidade de Buenos Aires, Argentina. Membro da SADAF (Sociedad Argentina de Análisis Filosófico).

Fábio Portela Lopes de Almeida

Doutor e Mestre em Direito e Estado pela Faculdade de Direito da Universidade de Brasília. Mestre em Filosofia pelo Departamento de Filosofia. Foi Visiting Researcher pela Harvard Law School (2013/14). É Assessor Judiciário de Ministro no Tribunal Superior do Trabalho.

Favio González

Doutor em Biologia, The New York Botanical Garden – City University of New York. Pós-doutorado no Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra. Professor Associado do Instituto de Ciências Naturais, Universidade Nacional da Colômbia.

Filipe Cavalcanti da Silva Porto

Doutor em Ciências pelo Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ). Professor no Colégio de Aplicação da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Gustavo Caponi

Doutor em Lógica e Filosofia da Ciência pela Universidade de Campinas (UNICAMP). Professor Titular do Departamento de Filosofia da Universidade Federal de Santa Catarina.

Jorge Martínez-Contreras

Doutor em Filosofia, Universidade de Paris IV – Sorbonne. Professor Titular do Departamento de Filosofia da Universidade Autônoma Metropolitana- Iztapalapa, México.

Karla Chediak

Doutora em Filosofia pela Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro. Professora Adjunta da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Luis Eugenio Andrade

Químico, Universidade Nacional da Colômbia. Pós-graduação em genética molecular na Universidade Católica de Louvain, Bélgica. Professor Titular do Departamento de Biologia da Universidade Nacional da Colômbia.

Maximiliano Martínez Bohórquez

Professor-Investigador, Departamento de Humanidades, Universidad Autónoma Metropolitana (UAM)- Unidad Cuajimalpa, México.

Natalia Pabón-Mora

Bióloga da Universidade Nacional da Colômbia com mestrado pela City University of New York e doutorado pela City University of New York/ The New York Botanical Garden. Professora associada na Universidade de Antioquia, Medellín, Colômbia.

Pablo Lorenzano

Doutor em Filosofia, Freie Universität Berlin, Alemanha. Professor Titular Ordinário da Universidade Nacional de Quilmes, Argentina. Pesquisador Principal do Conselho Nacional de Investigações Científicas e Técnicas, Argentina.

Paulo Cesar Coelho Abrantes (org.)

Doutor em Filosofia e História das Ciências, Universidade de Paris I - Sorbonne. Pesquisador colaborador sênior da Universidade de Brasília.

Ricardo Waizbort

Doutor em Letras pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). Especialista em Genética (UFRJ). Biólogo (UFRJ). Laboratório de Avaliação em Ensino e Filosofia das Biociências do Instituto Oswaldo Cruz – Fundação Oswaldo Cruz.

Sergio Fernando Martínez Muñoz

Pesquisador do Instituto de Investigações Filosóficas da Universidade Nacional Autónoma do México.

PREFÁCIO À 1ª EDIÇÃO

Este livro busca refletir o desenvolvimento expressivo da filosofia da biologia nas últimas décadas e contribuir para o debate em torno dos principais tópicos que vêm sendo investigados. Ele foi concebido de modo a que seja um ponto de partida para os que pretendem ser introduzidos na área e possa, também, servir de apoio ao ensino de graduação e de pós-graduação. Com esse intuito, cada um dos capítulos foi escrito de maneira a oferecer os conteúdos básicos necessários para que mesmo leitores sem formação na área possam acompanhar as discussões.

Os textos aqui incluídos são originais, preparados especialmente para este livro, o que faz com que o tratamento dos assuntos reflita não somente o estado da arte, mas também os enfoques que os seus respectivos autores privilegiam atualmente. Há uma preocupação em indicar, aos que estão tendo o seu primeiro contato com a filosofia da biologia, as linhas-mestras dos programas que lidam com os tópicos aqui contemplados, em uma área que já conta com uma significativa tradição de pesquisas.

As discussões devem interessar também aos especialistas em diversas áreas: não somente aos filósofos e biólogos, mas também aos psicólogos e cientistas sociais. O espaço aqui dedicado ao confronto das diferentes abordagens hoje empregadas para tratar da evolução humana, e do papel que nela desempenha a cultura é, efetivamente, maior do que o usual para obras do gênero.

Filosofia da biologia é uma evidência cabal da importância que ganhou a pesquisa nessa área na América Latina, destacando-se sua qualidade e diversidade temática. Filósofos e biólogos estão aqui igualmente representados, o que retrata a colaboração profícua que vem se dando entre esses especialistas nas últimas décadas.

Este empreendimento não teria sido possível sem o apoio decidido do grupo de filósofos da biologia que se formou em um congresso ocorrido na Universidade Nacional da Colômbia, em 2006, e que passou a ser conhecido como “Grupo Bogotá de Pensamento Evolucionista”. A maioria dos membros desse grupo contribuiu para este livro, bem como intermediou a agregação de especialistas que, originalmente, não eram integrantes do mesmo. Agradecemos aos colaboradores a confiança que depositaram no organizador, e sua disponibilidade em adequar os textos de modo a que os objetivos inicialmente traçados pudessem ser alcançados.

Muitas pessoas contribuíram para esse projeto de diferentes modos: fornecendo informações, respondendo a questões técnicas de toda ordem, que surgiram nas diversas

etapas desse projeto, e participando da correção dos originais. Quero destacar, de modo especial, a ajuda de Karla Chediak, Fábio Portela L. Almeida, Charbel Niño El-Hani, Sanmya J. Salomão, Eli Vieira A. Júnior, Regina Célia de Oliveira, Jorge Martínez-Contreras, Ana Barahona e Sergio Martínez.

O organizador agradece o CNPq por uma bolsa de pesquisa que permitiu desenvolver os tópicos abordados na Introdução e no capítulo 13, bem como encontrar, em congressos, no Brasil e no exterior, vários dos colaboradores que participam deste livro.

Brasília, 25 de abril de 2010.

PREFÁCIO À 2ª EDIÇÃO

O objetivo principal que perseguimos nesta segunda edição do livro *Filosofia da biologia* é o de colocá-lo à disposição de um público ainda mais amplo, após ter-se esgotado a primeira edição. Ele terá acesso livre na web. Além disso, os capítulos que foram escritos, originalmente, em espanhol também estão sendo publicados. Dessa forma, recuperamos, nesta edição, o projeto inicial para esta obra. As traduções desses capítulos para o português, que figuravam na primeira edição, estão agora na segunda parte do livro.

Desde a primeira edição, a área de filosofia da biologia avançou muito e novos problemas de pesquisa passaram a estar no foco dos filósofos e biólogos. Acreditamos, contudo, que apesar dos vários anos passados desde então, este livro pode continuar fornecendo uma introdução sólida e abrangente à filosofia da biologia e contribuir, desse modo, para a formação de estudantes nessa área, tanto na graduação como na pós-graduação, além de atender os interesses de um público não-acadêmico.

O livro mantém a sua característica distintiva: apoiar-se na pesquisa de qualidade realizada na América Latina. Os colaboradores de *Filosofia da Biologia* continuam desempenhando as suas atividades de pesquisa e de ensino em seus países, e muitos deles envolveram-se, desde então, com a criação da “Associação Ibero-Americana de Filosofia da Biologia” (AIFIBI), que melhorou ainda mais a institucionalização da área nos países de língua portuguesa e espanhola, incorporando o que vinha sendo feito no âmbito do “Grupo Bogotá de Pensamento Evolucionista”, a que fiz referência no prefácio à primeira edição.

Enquanto organizador do livro, quero agradecer aos colaboradores por terem dado o seu aval para publicarmos esta segunda edição em seu novo formato, continuando assim a contribuir para a pesquisa e ensino na área de filosofia da biologia com o seu conhecimento especializado nos vários tópicos aqui abordados.

As intervenções que fizemos nos textos da primeira edição foram mínimas pois não queríamos descaracterizá-la. Implementamos somente correções de caráter predominantemente formal. Os colaboradores foram, também, convidados a fazer menção às suas publicações posteriores nas quais desenvolveram as ideias expostas em seus capítulos. Não houve qualquer tentativa, entretanto, de fazer uma atualização ampla da bibliografia pertinente aos temas abordados nos vários capítulos, embora as publicações posteriores dos colaboradores possam oferecer, mesmo que indiretamente, uma

atualização parcial.

Esta nova edição não teria sido possível sem o interesse que os Profs. Robinson Guitarrari e Alessandro Bandeira Duarte, do “Núcleo de Lógica e Filosofia da Ciência” da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (NULFIC/UFRRJ), manifestaram pelo livro em várias oportunidades. Eles me forneceram o incentivo indispensável para que me decidisse por essa segunda empreitada e se ofereceram, de modo extremamente generoso, para hospedar a segunda edição de *Filosofia da biologia* na plataforma da Editora do PPGFIL-UFRRJ, além de se envolverem com entusiasmo no árduo trabalho de revisão, editoração e arte final. Os meus sinceros agradecimentos, extensivos a todos os que contribuíram, direta ou indiretamente, para esse projeto que resultou em duas edições de *Filosofia da biologia*.

Paulo C. Abrantes

Brasília, junho de 2018.

CONTEÚDO

Prefácio à 1 ^a edição	iii
Prefácio à 2 ^a edição	v
I Capítulos	
Introdução: o que é filosofia da biologia?	2
PAULO C. ABRANTES	
1 Reduccionismo en biología: una tomografía de la relación biología-sociedad	37
SERGIO F. MARTÍNEZ	
2 Leyes y teorías en biología	60
PABLO LORENZANO	
3 Função e explicações funcionais em biologia	103
KARLA CHEDIAK	
4 El problema de <i>la especie</i> a 150 años de <i>El origen</i>	122
FAVIO GONZÁLES	
5 La clasificación biológica: de especies a genes	163
NATALIA PABÓN-MORA & FAVIO GONZÁLEZ	
6 La contingencia de los patrones de organización biológica: superando la dicotomía entre pensamiento tipológico y poblacional	194
MAXIMILIANO MARTÍNEZ & EUGENIO ANDRADE	
7 Adaptacionismo	216
CLAUDIA SEPÚLVEDA & DIOGO MEYER & CHARBEL NIÑO EL-HANI	

8	Niveles y unidades de selección: el pluralismo y sus desafíos filosóficos	257
	ESTELA SANTILLI	
9	Aproximação epistemológica à biologia evolutiva do desenvolvimento	284
	GUSTAVO CAPONI	
10	El modelo primatológico de <i>cultura</i>	303
	JORGE MARTÍNEZ-CONTRERAS	
11	Genes, seleção natural e comportamento humano: a mente adaptada da psicologia evolucionista	325
	RICARDO WAIZBORT & FILIPE CAVALCANTI DA SILVA PORTO	
12	Evolução humana: a teoria da dupla herança	352
	PAULO C. ABRANTES & FÁBIO PORTELA L. ALMEIDA	
13	Ética evolucionista: el enfoque adaptacionista de la cooperación humana	400
	ALEJANDRO ROSAS	
II Traduções		
A	Reduccionismo em biologia: uma tomografia da relação biologia-sociedade	426
	SERGIO F. MARTÍNEZ	
B	Leis e teorias em biologia	449
	PABLO LORENZANO	
C	O problema da <i>espécie</i> 150 anos depois de <i>A origem</i>	492
	FAVIO GONZÁLEZ	
D	A classificação biológica: de espécies a genes	533
	NATALIA PABÓN-MORA & FAVIO GONZÁLEZ	
E	A contingência dos padrões de organização biológica: superando a dicotomia entre pensamento tipológico e populacional	564
	MAXIMILIANO MARTÍNEZ & EUGENIO ANDRADE	
F	Níveis e unidades de seleção: o pluralismo e seus desafios filosóficos	587
	ESTELA SANTILLI	

G	O modelo primatológico de <i>cultura</i>	614
	JORGE MARTÍNEZ-CONTRERAS	
H	Ética evolucionista: o enfoque adaptacionista da cooperação humana	637
	ALEJANDRO ROSAS	

Parte I

Capítulos

INTRODUÇÃO: O QUE É FILOSOFIA DA BIOLOGIA?

Paulo C. Abrantes
Universidade de Brasília

O objetivo desta *Introdução* é caracterizar a filosofia da biologia como área de investigação autônoma, tomando como exemplos, sobretudo, os problemas com que lidam os diversos colaboradores deste livro e as estratégias que utilizam para resolvê-los. Não pretendemos, no que se segue, indicar de forma exaustiva os tópicos abordados nos vários capítulos, mas fazer referências seletivas a eles à medida que ilustrem algum tipo de investigação filosófica acerca da biologia.

1 A emergência da filosofia da biologia

Pode-se dizer que a filosofia da ciência — enquanto área especializada da filosofia e com um foco mais restrito do que a teoria (geral) do conhecimento — estava constituindo-se na primeira metade do séc. XIX. Efetivamente, datam dessa época os trabalhos seminais de J. Herschel, W. Whewell e J. S. Mill.¹ A filosofia da ciência atingiu o ápice da sua produtividade e reconhecimento no séc. XX, quando se institucionalizou efetivamente. Desde os seus primórdios, e em particular no desenvolvimento do programa do empirismo lógico, pode-se dizer que a filosofia da ciência foi marcada pelo modelo da física, que colocaria os problemas filosóficos supostamente fundamentais e comuns a todas as ciências.

A filosofia da biologia, vista como uma subárea da filosofia da ciência, só se constituiu e se tornou (relativamente) autônoma nas últimas décadas do século XX, sobretudo, nos países anglo-saxônicos.² Podemos assinalar os anos 70 como um marco.³ Nessa década,

¹ Ver Abrantes (2008). Pode-se recuar um pouco mais no tempo e defender que o primeiro texto de filosofia da ciência, propriamente dito, tenha sido o “Discurso Preliminar” à *Encyclopédie*, escrito por d’Alembert e datando de 1751. Não temos, evidentemente, que nos comprometer com uma data ou com uma única obra *fundadora*. O propósito aqui é balizar os primórdios de um tipo mais circunscrito de investigação filosófica, a respeito do conhecimento *científico*.

² Segundo Gayon (2009), a expressão ‘filosofia da biologia’ teria sido cunhada por Whewell em 1840. Comte empregou, mais ou menos na mesma época, a expressão ‘filosofia biológica’. Essas expressões já surgiram com as marcas de duas tradições muito diferentes no modo de conceber a relação entre a filosofia e a ciência, de que falaremos adiante.

³ É significativo que D. Hull, em um artigo publicado em 1969, tenha sido impiedoso na avaliação do que até então se fizera sob a rubrica de ‘filosofia da biologia’ (restringindo-se a publicações em inglês). Ele assinala que as poucas exceções de trabalhos escritos por filósofos — que reconhece poderiam ter

alguns filósofos da ciência passaram a dedicar-se, especificamente, a uma reflexão sobre a biologia (embora sua formação ainda tivesse como referência a tradição formalista e reconstrutivista do empirismo lógico, por mais abalada que estivesse pelas críticas que lhe foram feitas, notadamente intensificadas nos anos 1950 e 1960).

Os primeiros livros introdutórios de filosofia da biologia surgiram, justamente, nessa época. Isso é um bom indicador de que uma área está se delimitando. Destaco o de D. Hull, *The philosophy of biological science*, datado de 1974, porque este foi, ao meu conhecimento, o primeiro texto introdutório nessa área, e com uma abrangência mínima, traduzido para o português. M. Ruse publicara a sua própria introdução em 1973.

Data também dessa época a coletânea de Ayala e Dobzhansky (1974), que reuniu os trabalhos de filósofos, biólogos e psicólogos, entre outros especialistas, apresentados em um Congresso dedicado ao tema do reducionismo. Este tema sempre foi caro aos filósofos da ciência e diz respeito à possibilidade de se reduzir descrições em um nível (propostas por uma ciência) a descrições em outro nível, que se considere ontologicamente mais básico ou fundamental (propostas por aquela mesma ciência ou por alguma outra). Nota-se, entretanto, uma preocupação nova em abordar o tema do reducionismo levando-se em conta um conhecimento atualizado em biologia, e não de modo genérico e com motivações estranhas à própria prática científica. Começou-se por distinguir tipos diferentes de redução (ontológica, de teorias etc.), como já faz Ayala na Introdução que preparou à supra-citada obra. O estudo de caso escolhido foi o da redução da genética mendeliana à genética molecular, que se tornou clássico na área, e a nova geração de filósofos da biologia aplicou a ele as ferramentas herdadas da filosofia geral da ciência (GRIFFITHS, 2008).

O tópico da redução não poderia, portanto, estar ausente deste livro: Martínez, no cap. 1 (texto A), o retoma à luz dos desdobramentos ocorridos desde então.

Nos anos 80, começou a ser publicado o primeiro periódico especializado em filosofia da biologia, *Biology & Philosophy*, e foi criada uma Sociedade com um caráter interdisciplinar, a *International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology* (ISHPSSB), que abrigou a primeira geração de filósofos da biologia (HULL, 2008).

Estes são, usualmente, considerados marcos da maturidade e institucionalização de uma disciplina. A quinta reunião da ISHPSSB, de 1999, realizada em Oaxaca, México, foi uma clara demonstração de que estava se formando, na América Latina, um grupo de filósofos da biologia. O periódico *Ludus Vitalis* (o jogo da vida), fundado em 1994 também no México, abriu espaço para uma discussão de diferentes aspectos da história e filosofia das ciências da vida.

A coletânea de Sober, *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, publicada em 1984, e que já está em sua terceira edição, reflete uma tendência, que se verificou na emergente

contribuído para os problemas que os biólogos então enfrentavam —, permaneceram desconhecidos por uma falha na comunicação: esses filósofos usavam uma linguagem formal, então bastante comum em filosofia da ciência, mas que era estranha aos biólogos.

filosofia da biologia, de voltar-se para a teoria da evolução, que consumiu boa parte dos esforços da comunidade que estava se formando. Mais recentemente, outras áreas da biologia passaram a mobilizar a investigação dos filósofos, diminuindo um desequilíbrio que se havia instalado. Esta inflexão reflete-se, por exemplo, na tentativa de promover uma síntese entre a biologia evolutiva e a biologia do desenvolvimento, assunto a que se dedica Caponi, no cap. 9 deste livro (e que comparece também nas discussões desenvolvidas em outros capítulos).

É relevante assinalar, além disso, que os tópicos a que se dedicaram os filósofos da biologia tiveram um caráter nitidamente teórico e não aplicado. Por exemplo, a temática em bioética, tão explorada atualmente, esteve pouco representada nessa área.⁴ Não há nada de forçoso nessa tendência: a filosofia é suficientemente ampla em sua abrangência temática, e diversa em seus enfoques, podendo abrigar interesses que vão dos mais teóricos aos mais aplicados. De todo modo, essa orientação teórica tem marcado a filosofia da biologia e reflete-se na escolha das temáticas exploradas no presente livro, que não está voltado para questões aplicadas. Privilegiamos nele as dimensões metafísica, epistemológica e metodológica da pesquisa realizada no âmbito da biologia.

Após esse rápido panorama histórico, passaremos a tratar do lugar que ocupam diversos temas de filosofia da biologia, abordados em investigações realizadas neste livro, no registro de uma filosofia *geral* da ciência. Em seguida, nos voltaremos para tópicos que evidenciam o status *especial* da filosofia da biologia.

2 Filosofia geral da ciência

A filosofia, desde as suas mais remotas origens, tem levantado questões que foram sendo, gradualmente, distinguidas em diferentes categorias (embora mantenham-se, em grande medida, interdependentes): metafísicas, epistemológicas, metodológicas, éticas, relativas à linguagem, relativas a conceitos, etc.

Em princípio, questões desses diversos tipos podem ser endereçadas à atividade científica, seus produtos e os modos como são pensados e representados. A ciência vem, de fato, suscitando a atenção dos filósofos desde que adquiriu uma autonomia (relativa) com respeito a esta última a partir, *grosso modo*, do séc. XVII (em algumas áreas, pelo menos). Inicialmente, os problemas foram, sobretudo, de ordem *epistemológica* e *metodológica*: que tipo de conhecimento é produzido no âmbito das ciências e quais as suas credenciais? Que métodos são empregados pelos cientistas e como podem gerar crenças (aproximadamente) verdadeiras a respeito do mundo ou, pelo menos, mostrarem-se eficazes em intervir nele?

As ciências dão margem, além disso, a indagações de ordem *metafísica*: qual a imagem de natureza desenhada pelo conhecimento produzido por elas? Seria essa imagem

⁴ A esse respeito, é interessante o depoimento de Grene (1999).

compatível com a que se depreende da investigação filosófica e do senso comum? Recentemente, as questões metafísicas vêm sendo retomadas, após um período em que foram relegadas a segundo plano pelos filósofos da ciência — chegando mesmo a ser rejeitadas, sobretudo na tradição do empirismo lógico, em favor de questões epistemológicas, metodológicas e relativas à linguagem.

Várias correntes da filosofia contemporânea da ciência comprometeram-se com a ideia de que há algo comum a todas as modalidades de conhecimento científico, nas diversas áreas. Isso traduz uma preocupação com a unidade e com a generalidade, que é marcante desde os primórdios da filosofia. Dentro dessa concepção, o filósofo é aquele que busca uma essência comum a coisas que são, à primeira vista, diversas. O projeto de uma filosofia *geral* da ciência é uma manifestação dessa preocupação, embora o objeto não seja, no caso, o mundo físico (entendido de modo amplo) mas o conhecimento a respeito desse mundo.⁵

Essa maneira de conceber a tarefa de uma filosofia da ciência foi representada, exemplarmente, pelo empirismo lógico, que tornou-se a escola hegemônica nessa área, ao menos no mundo anglo-saxônico, durante a primeira metade do século XX.

O filósofo da ciência pode perguntar-se a respeito do que seria comum a todas as ciências — que se diversificaram cada vez mais ao longo dessa história, relativamente curta, de alguns poucos séculos —, ou então focar em questões endereçadas a uma ciência particular, como a biologia. Podemos distinguir, portanto, uma filosofia *geral* da ciência de filosofias *especiais* das ciências: a filosofia da biologia, a filosofia da física, a filosofia da psicologia, etc.⁶

É sugestivo que um dos primeiros auto-proclamados ‘filósofos da biologia’, D. Hull, tenha se perguntado, em seu já citado livro introdutório dos anos 70: “... existe uma única filosofia da ciência aplicável a todas as áreas da ciência natural ou há várias filosofias da ciência, cada uma delas adequada ao seu próprio domínio?” (1975, p. 13). Com base na distinção entre os chamados ‘contexto de descoberta’ e ‘contexto de justificação’, bem aceita à época sobretudo na tradição do empirismo lógico, Hull respondeu que a

⁵ A ciência herdou da filosofia essa busca de uma unidade fundamental: a hipótese atômica é modelar nesse sentido, e os projetos de unificação na física contemporânea podem ser vistos como estando em continuidade com esse objetivo. Mas o cientista é, de modo geral, mais atento ao que é particular e diverso. Isso se reflete nas investigações a respeito da própria ciência: as chamadas ‘ciências da ciência’ – a história da ciência e a sociologia da ciência, para citar somente algumas – são voltadas para a descrição (e, eventualmente, para a explicação) do que é particular a diferentes períodos históricos e/ou a diferentes comunidades científicas. O viés filosófico é distinto, marcado não somente pela busca de generalidade, em um nível mais abstrato de descrição, mas também pelo seu caráter normativo. A respeito de uma articulação possível entre os projetos explicativo e judicativo, ver a seção sobre ética evolucionista desta *Introdução*.

⁶ Há quem prefira uma outra terminologia, distinguindo uma filosofia da ciência de caráter “fundacional” e outra de caráter “aplicado”. A primeira abordaria “questões gerais acerca do conhecimento científico, dos conceitos e categorias científicas, e da linguagem científica”. A última se voltaria para “tópicos a respeito das descobertas, conceitos e métodos de ciências particulares”. Boyd, Gaspar & Trout (1991, p. 3) sugerem, ademais, que a primazia das preocupações fundacionais “reflete uma predileção filosófica pela abstração e generalidade”, defendendo que foram os empiristas lógicos que, de fato, criaram no século XX a disciplina e deram a ela esse caráter.

filosofia da ciência tem por objeto os procedimentos adotados neste último contexto, e que seriam comuns a todas as ciências, constituindo-se em uma genuína lógica da justificação.⁷

Encontramos na filosofia correntes que se contrapõem a essa tendência unificadora e normativa na reflexão filosófica sobre as ciências. O reconhecimento do caráter especial de cada ciência revela uma postura distinta e, acreditamos, mais representativa do que se faz hoje em filosofia da ciência, do que aquilo que tipicamente se fez durante boa parte do séc. XX, em particular no mundo anglo-saxônico. Há, de fato, diferenças nas tradições de diferentes países, ou comunidades, no modo de encararem o trabalho filosófico sobre as ciências, e que podem ser bastante significativas. Por exemplo, a chamada 'epistemologia histórica' francesa sempre representou uma orientação mais atenta à diversidade das ciências. Essa orientação não estabeleceu, tampouco, uma separação rígida entre o trabalho filosófico e o trabalho historiográfico, como foi o caso com o empirismo lógico.⁸

2.1 Esclarecimento de conceitos metacientíficos

O esclarecimento de conceitos é, tradicionalmente, considerado uma das principais tarefas filosóficas. No caso da filosofia da ciência, esse esclarecimento pode voltar-se tanto para conceitos que se referem a entidades, propriedades e processos no mundo — como os conceitos de 'átomo', 'onda', 'gene', 'aptidão', 'evolução' etc. —, quanto para conceitos *metacientíficos* que têm por objeto os tipos de representação de conhecimento configurados no discurso científico de modo geral, ou que se referem aos procedimentos empregados para gerar essas representações e submetê-las à prova. Exemplos desses conceitos são os de 'teoria', 'lei', 'explicação', 'confirmação' etc.

O objetivo dessa atividade filosófica é tornar tais conceitos mais precisos — eventualmente, pela reconstrução de elementos do discurso científico em termos de alguma outra linguagem, privilegiada por razões filosóficas — ou mesmo integrá-los no âmbito de teorias genuinamente filosóficas.

Nesta seção, privilegiaremos os conceitos metacientíficos e, a partir da próxima, trataremos do esclarecimento de conceitos utilizados pelos biólogos para descrever e explicar os fenômenos nas suas respectivas áreas.

⁷ As posições de Hull defendidas nesse livro foram ultrapassadas pelos desenvolvimentos por que passou a filosofia da ciência desde então. Ele próprio tornou-se um crítico contundente do empirismo lógico, e isso foi crucial para que a filosofia da biologia se constituísse como uma sub-área autônoma da filosofia da ciência.

⁸ Ver Gayon (2009). O trabalho de Caponi para este livro é o que mais nitidamente se situa nessa tradição, estabelecendo uma relação estreita entre história e epistemologia (filosofia das ciências). Vários outros capítulos deste livro fazem, igualmente, uso abundante de referências à história da biologia, embora enfoquem tópicos centrais do debate contemporâneo em filosofia da biologia. Não caberia abordar aqui as nuances da discussão a respeito da interdependência entre história e filosofia da ciência. Ver, a esse respeito, Abrantes (2002, 2006b).

Os filósofos da ciência preocupados em encontrar uma essência do que seja científico, em buscar uma unidade na diversidade de discursos e práticas científicas, tradicionalmente fizeram-se perguntas como: as modalidades de representação do conhecimento em cada uma das ciências — leis, teorias, modelos etc. —, têm as mesmas características das que se apresentam em física? Quais os objetos de que tratam, ou a que se referem essas representações (por exemplo, observáveis ou não observáveis; particulares ou propriedades/tipos)? As explicações propostas em ciências diferentes, como a física e a biologia, são do mesmo tipo e têm a mesma estrutura formal? As diversas ciências se utilizam dos mesmos métodos, e se pautam pelos mesmos valores cognitivos (empregados para aceitar ou rejeitar teorias científicas)? As linguagens empregadas pelas diversas ciências poderiam ser traduzidas em termos de uma linguagem única, por exemplo,, a linguagem da física (usualmente denominada ‘linguagem fisicalista’)?

Muitos filósofos da ciência, mesmo nos países anglo-saxônicos, passaram a responder negativamente a essas perguntas, sobretudo, nas últimas décadas. Por exemplo, com respeito à primeira, questionaram se leis, e mesmo teorias, seriam tão prevalentes em outras ciências quanto o são em física, e se teriam as mesmas características (sintáticas, semânticas etc.), ou desempenhariam as mesmas funções. Cientistas de áreas que não a física fizeram coro com os que contestavam que houvesse leis genuínas nessas ciências. O biólogo Mayr é conhecido por defender uma posição desse tipo em seu livro de 1982.

Muitos filósofos defendem uma postura pragmática, de respeito à diversidade de modos de representar o conhecimento que, nas várias ciências, desempenham as funções explicativa, preditiva, etc. que, tradicionalmente, foram associadas às leis. As posições dos filósofos variam muito a esse respeito, e é de se esperar que essa diversidade se manifeste neste livro. Martínez, no cap. 1 (texto A), aborda o tópico da representação do conhecimento em biologia, entre outros, e discute as dificuldades levantadas por vários filósofos com respeito à noção de lei como base para a explicação nesta ciência.

As discussões que encontramos no cap. 2 (texto B), escrito por Lorenzano, são relevantes no contexto dessa controvérsia. Nessa medida, inserem-se no contexto mais geral de uma filosofia da ciência, voltadas que estão para o esclarecimento de conceitos metacientíficos e para a reconstrução de produtos da pesquisa científica, tendo em vista uma aplicação desses procedimentos à biologia. Lorenzano propõe-se a fazer uma “análise filosófica das teorias científicas, de sua natureza e funcionamento” (p. 466). Com esse objetivo, apresenta a concepção *clássica* da estrutura de teorias — usualmente vinculada ao programa dos empiristas lógicos —, e a concepção *semântica* (em suas várias versões), centrada na noção de modelo e não na de enunciado. Lorenzano deixa claro que tanto a concepção dita ‘clássica’, quanto a dita ‘semântica’, são metateorias, ou seja, propostas de reconstrução *filosófica* das teorias científicas (e não uma singular descrição do modo como estas se apresentam na prática científica). Ele se serve de uma metateoria estruturalista (que constitui uma modalidade da concepção semântica) para argumentar que a situação em biologia, no tocante à existência de leis e teorias, e à

estrutura das mesmas, não é tão diferente daquela presente em ciências como a física, em contraposição ao que pensam filósofos como Mitchel, ou biólogos como Mayr. E ilustra isso com o caso da genética clássica de populações.

Nas próximas seções, faremos breves comentários sobre outros assuntos abordados, tradicionalmente, no âmbito de uma filosofia geral da ciência.

2.2 Explicação científica

Um deles diz respeito à natureza da explicação científica. Lorenzano e Martínez, em suas contribuições para este livro, mencionam a concepção nomológico-dedutiva de explicação, proposta por Hempel entre outros, na tradição do empirismo lógico, em uma tentativa de tratar, de modo unificado, as explicações propostas nas diversas ciências. Martínez, em sua contribuição para este livro, apresenta essa concepção e a situa nas discussões dos empiristas lógicos a respeito da redução de teorias. Como os enunciados nomológicos constituem um dos elementos das explicações — reconstruídas como argumentos de acordo com a referida concepção —, o esclarecimento do conceito de lei e a explicitação dos critérios para que um enunciado se habilite a ser considerado uma lei, são problemas centrais. Este, como vimos, é um dos temas sobre os quais se detém Lorenzano no cap. 2 (texto B).

Do mesmo modo como se discute se existem as mesmas modalidades de representação do conhecimento em todas as ciências (destacando-se as leis e teorias), é igualmente controverso se um único modelo formal pode capturar o que haveria de comum às explicações propostas nesses âmbitos. Explicações funcionais e históricas têm, por exemplo, um lugar central em biologia, mas não em outras áreas das ciências físicas. É preciso discutir como tais tipos de explicações se distinguem das que usualmente encontramos em ciências como a física, por exemplo, ou se, ao contrário, aquelas podem ser reduzidas a estas.

2.3 Redução

Este é, de fato, um problema filosófico sobre o qual debruçaram-se várias gerações de filósofos da ciência. Eles distinguiram diferentes tipos de redução e propuseram modelos para formalizar as reduções que, supostamente, foram realizadas ao longo da história da ciência.⁹

No empirismo lógico, importava sobremaneira dar um tratamento formal à redução entre teorias, em termos que se prestassem à análise filosófica como concebida por essa tradição, e aos objetivos fundacionalistas que perseguiram. Para efetivar tais reduções, são fundamentais os resultados obtidos em décadas de investigação sobre a estrutura

⁹ Um exemplo sempre citado de redução, que teria sido efetivada no séc. XIX, é a da termodinâmica à teoria cinética dos gases, mas o seu êxito é duvidoso.

das teorias científicas, e sobre as relações entre diferentes tipos e níveis de linguagem, um tema central tratado por Lorenzano em sua contribuição para este livro.

Há que se destacar, nesse contexto, a contribuição seminal de E. Nagel, que ainda se insere no programa do empirismo lógico. Martínez, no cap. 1 (texto A), a inclui na categoria de um *reduccionismo explicativo* e a distingue de uma modalidade alternativa que tem sido objeto de investigação filosófica recente, conhecida como *mecanicismo*. O tópico da redução, dependendo de como é tratado, pode ter implicações metafísicas e metodológicas complexas, exploradas por Martínez. Haveria um nível fundamental de realidade para o qual se devam voltar as nossas práticas explicativas e que deva ser primariamente investigado pelos nossos métodos?

As diversas apostas reducionistas (Martínez distingue três) têm em comum um compromisso com a tese de que há algo que unifica as várias ciências. Ele defende que se abandone essa meta em todos os planos: metodológico, epistêmico e metafísico. Em lugar disso, propõe que se encare o reduccionismo como, na verdade, um conjunto de estratégias que, em muitas áreas, tiveram um sucesso inequívoco. Elas contribuíram para promover o fim último do progresso científico, e determinados fins intermediários, como o de promover valores sociais. Essas estratégias devem ser encaradas, entretanto, como provisórias, uma vez que podem ser modificadas, abandonadas etc. Para respaldar essas teses, Martínez argumenta que as nossas representações de uma suposta realidade objetiva são tributárias dos valores implícitos nas práticas científicas, bem como dos objetivos (sobretudo explicativo e preditivo, mas também voltados para aplicações técnicas) que buscam alcançar.¹⁰

3 A filosofia da biologia como filosofia especial

A importância que a biologia veio adquirindo nas últimas décadas reforçou a percepção de que é problemático o projeto de uma filosofia *geral* da ciência que tome como modelo uma ciência particular — seja ela a física ou qualquer outra —, e que se comprometa com a proposta de uma ciência unificada.¹¹ A especificidade dos problemas

¹⁰Martínez reconhece a influência de Wimsatt (2007) - um dos mais respeitados filósofos da biologia em atividade - em sua abordagem do tópico do reduccionismo. A ideia de encarar problemas filosóficos como problemas de engenharia social relaciona-se com o modo como Wimsatt descreve os agentes cognitivos como situados e limitados (e não idealizados, como usualmente supõe a tradição filosófica, inclusive na reflexão sobre a ciência): “Se olharmos para nós como seres cognitivo-biológico-sociais, veremos que nossas respostas aos problemas de adaptação em um mundo complexo são construções heurísticas. Na medida em que estas são produtos de processos seletivos, as dimensões biológica e cognitiva da nossa razão devem também ser heurísticas” (2007, p. 10). Martínez, aparentemente, não acompanha Wimsatt nesse tocante, e faz eco à crítica ao adaptacionismo, de que falaremos adiante, apontando para uma posição construtivista - um tema a que se dedicam Andrade e Martínez-Bohórquez no cap. 6 (texto E).

¹¹Esta reconstrução da história da filosofia da ciência retrata, na verdade, a situação nos países anglo-saxônicos e, em larga medida, não vale para países como a França, por exemplo. Pelo menos desde A. Comte, no séc. XIX, existe neste país uma tradição que valoriza os problemas filosóficos particulares postos em evidência em cada uma das ciências (ver a nota 8).

filosóficos sugeridos por cada uma das ciências, forçou a filosofia da ciência a ser mais plural e menos pretensiosa em sua ambição universalista e normativa.¹²

Uma filosofia *especial* da biologia deve abordar não somente os conceitos metacientíficos relevantes — como o conceito de ‘lei’, e que foram, como vimos, tradicionalmente objeto de uma filosofia *geral* da ciência —, mas também os conceitos utilizados no âmbito dessa ciência particular.¹³

A resolução de *problemas conceituais* é, de fato, crucial em certos momentos da atividade científica, e os filósofos têm dado contribuições significativas nesse tocante. Destacaremos, a seguir, alguns desses problemas que se colocam em biologia. Não há pretensão, aqui, de discutí-los aprofundadamente — o que é feito nos vários capítulos deste livro —, mas simplesmente de exemplificar o caráter de uma investigação filosófica dessa natureza.

Também mostraremos como o enfrentamento de problemas conceituais suscita, usualmente, questões concernentes às implicações metafísicas das teorias em biologia, bem como questões metodológicas relativas, por exemplo, à aceitabilidade de hipóteses.¹⁴

3.1 Função biológica

Um exemplo de problema conceitual, intensamente discutido por filósofos da biologia nas últimas décadas, concerne ao conceito de *função*, que é objeto do cap. 3, escrito por Chediak. Esta discussão relaciona-se, diretamente, com um tópico caro aos filósofos desde a Antiguidade, que é o da teleologia em relação com processos naturais. Um tema central é, justamente, o da relação entre os conceitos de *função* e de *telos* (fim), com sérias implicações metafísicas.

Há uma resistência muito grande por parte, sobretudo, de biólogos — mas que se verifica igualmente entre filósofos — em aceitar que fins (ainda) possam estar associados

¹²Gayon (2009) refere-se a uma “virada regionalista”, por analogia com a “virada historicista” que ocorreu em filosofia da ciência a partir de meados do séc. XX, coincidindo com a quebra da hegemonia de que gozara o empirismo lógico. Ele avalia que a filosofia da biologia nos países anglo-saxônicos representa, tipicamente, essa virada regionalista, mas esta área não teria sido tocada pelo historicismo, mantendo-se fundamentalmente sistemática (ou, como prefere Gayon, “analítica”) em sua orientação. Isso não quer dizer que os filósofos da biologia não possam, além disso, se dedicar à história da biologia. Mas os filósofos dessa tradição entendem que a história e a filosofia são empreendimentos muito diferentes (ver nota 5).

¹³Ver Sterelny & Griffiths (1999, p. xi).

¹⁴Há escolas filosóficas que consideram o esclarecimento, análise ou explicação (*explication*) de conceitos como a tarefa filosófica por excelência, ou mesmo exclusiva, e a associam ao método de análise de significado ou de análise lógica. Não é o que defendemos aqui: há vários *tipos* de trabalho filosófico, e este é somente um deles, a despeito da hegemonia que a chamada ‘filosofia analítica’ gozou em certas comunidades e em determinadas épocas. Por outro lado, esse esclarecimento não tem que, necessariamente, empregar determinados métodos e ferramentas, como a lógica por exemplo; tampouco precisa comprometer-se com uma concepção particular a respeito do significado de certos elementos linguísticos. As questões de significado não podem, ademais, ser dissociadas de questões substantivas (compromissos teóricos, metafísicos e outros), o que vincula o esclarecimento conceitual a outros tipos de trabalho filosófico e científico. A implicação disso é que a questão a respeito da natureza da filosofia da biologia, que nos colocamos nesta *Introdução*, não pode ter uma resposta simples e unívoca!

a conceitos científicos, como o de função biológica, dada a longa influência da teologia natural no modo como se pensou, pelo menos até Darwin, o mundo da vida. A exemplo de Galileu, que mostrara como eliminar a referência a fins nas explicações dos fenômenos físicos, é comum se achar que a grande contribuição de Darwin foi a de levar esse projeto adiante e desbancar a teleologia no domínio das ciências da vida. Há, entretanto, quem defenda que ele não o fez e nem poderia ter feito.

Chediak levanta esta, entre outras questões, a respeito do conceito de função e que suscitam análises filosóficas: como funções distinguem-se de acidentes? Há um modo unívoco de se definir o conceito de função de modo a que possa aplicar-se tanto ao caso de artefatos (por exemplo, a *função* do relógio) quanto a traços e componentes de sistemas vivos (por exemplo, a *função* do sistema imunológico)? A explicação funcional constitui um tipo especial de explicação, distinto dos tipos usuais de explicação em ciências como a física (questão que já havíamos aventado), ou podem ser reduzidas uma à outra? Outro tópico discutido por Chediak diz respeito ao caráter normativo do conceito de função, que parece ser requerido para se poder distinguir função normal de disfunção.

Ela conclui o capítulo mostrando que é preciso reter diferentes concepções de função, como as propostas por Wright e por Cummins, para que se atendam aos usos que se faz desse conceito em biologia e em outras áreas. O pluralismo demonstra ser a posição mais adequada no enfrentamento desse problema, e veremos que esse também parece ser o caso no que diz respeito a outros problemas tratados neste livro.

A apresentação que Chediak faz da concepção etiológica de função, proposta por Wright, ilustra de modo exemplar o método filosófico de análise conceitual. Embora a fertilidade desse método seja contestada por muitos filósofos, em especial os de orientação naturalista, ele é, sem dúvida, um recurso que caracteriza uma certa concepção da natureza do trabalho filosófico (ver a nota 14). Há abordagens filosóficas, contudo, como a privilegiada por Millikan, que mostram a insuficiência desse método analítico e que inserem a noção de função em uma teoria ampla, na qual esta noção se relaciona com outras, permitindo, desse modo, enfrentar tanto problemas empíricos quanto conceituais.

3.2 Taxonomia e espécie biológica

Há diferentes concepções a respeito do caráter das classificações e cabe uma investigação dos seus pressupostos. Aqui, temos mais um exemplo de uma tarefa que é tipicamente filosófica, embora não exclusivamente. Os pressupostos podem ser de diversos tipos: imagens de natureza (ou pressupostos metafísicos/ontológicos) e imagens de ciência (ou pressupostos epistemológicos, metodológicos, axiológicos), dentre outros.¹⁵

¹⁵Sobre essas noções, ver Abrantes (2016).

Mencionamos, anteriormente, que a temática metafísica voltou ao centro da reflexão filosófica, com a perda de ímpeto da perspectiva neopositivista abraçada pelos empiristas lógicos. As classificações biológicas — que são objeto do cap. 5 (texto D), escrito por Pabón-Mora e Gonzáles —, dão margem a embates metafísicos dependendo da posição que se tome a respeito do seu status: elas são tentativas genuínas de representar uma ordem objetiva ou têm um caráter meramente convencional? Na última hipótese, a aceitabilidade das classificações se assentaria somente em considerações pragmáticas. No cerne desse confronto, que tem uma longa história, encontra-se a oposição entre realismo científico e posições não-realistas.¹⁶ Essas posturas filosóficas são também de grande relevância, como veremos, no tocante ao problema das unidades e níveis de seleção, tematizado por Santilli, no cap. 8 (texto F).

Pabón-Mora e Gonzáles argumentam que a adequação das classificações propostas para as entidades e processos que integram os sistemas biológicos, em seus vários níveis de organização, remete a discussões, muito abstratas, a respeito de concepções de causalidade. Eles distinguem, nesse contexto, uma concepção linear e uma concepção reticulada de causalidade.

Esses colaboradores mostram que as diferentes escolas em sistemática — a fenética, a cladística (ou filogenética) e a evolutiva — operam por sua vez com metodologias distintas. Segundo a fenética, por exemplo, as classificações devem tomar por base somente as relações de similaridade entre os organismos, envolvendo o maior número possível de características. Tal concepção representa uma ruptura importante em relação à taxonomia evolutiva, ao abdicar da ideia de que certas características seriam mais relevantes do que outras para a conformação de um grupo taxonômico. Em que medida estas metodologias traduzem diferentes imagens sobre a natureza das classificações e sobre as entidades a que se referem — os táxons (HULL, 1995)? Pabón-Mora e Gonzáles sublinham, além disso, os compromissos epistemológicos dessas várias correntes: o empirismo, por exemplo, é bastante evidente no modo como a fenética é defendida.

Os caps. 4 e 5 discutem, além disso, o impacto dessas diferenças programáticas sobre a discussão a respeito do que seja uma espécie biológica. Esse problema é metafísico por excelência: são as espécies classes, como tradicionalmente foram consideradas, ou são, na verdade, indivíduos? A noção de classe ou tipo natural (*natural kind*) é tematizada em um quadro com fortes tons realistas. Pode-se evitar essa discussão metafísica e defender que espécies não são reais, mas conceitos forjados pela mente com a finalidade de organizar o material empírico. Gonzáles, no cap. 4 (texto C), investiga essas várias respostas ao problema e pergunta-se — dada a proliferação de conceitos de espécie que se verificou no séc. XX —, se ainda cabe buscar um conceito único. Aqui, tanto

¹⁶O nominalismo é um exemplo de não-realismo, pois defende que só existem indivíduos. Agrupamentos de indivíduos (como propostas pelas classificações biológicas, por exemplo) seriam criações nossas — meros conceitos na mente ou formas do discurso — e teriam um valor meramente utilitário, pragmático, não tendo como referência qualquer entidade no mundo extra-mental ou extra-linguístico.

o monismo quanto o pluralismo têm seus defensores. Entretanto, mesmo entre os pluralistas há os que criticam a proliferação exagerada de conceitos de espécie biológica, na atualidade.

3.3 Pensamento tipológico e pensamento populacional

Gonzáles, ainda no cap. 4 (texto C), cita Sober como um dos proponentes, ao lado de Mayr, da dicotomia entre pensamento tipológico e pensamento populacional, enfatizando como a teoria darwinista da evolução promoveu uma nova metafísica, deslocando o foco das propriedades, supostamente essenciais, compartilhadas pelos organismos individuais, para as suas diferenças e o modo como estão representadas no plano populacional.

A noção de tipo esteve efetivamente associada à de essência em uma longa tradição que remonta a Platão. Sabemos que Darwin rejeitou o essencialismo, com implicações momentosas para o nosso entendimento das espécies biológicas e de sua evolução.

Martínez-Bohórquez e Andrade, no cap. 6 (texto E), explicitam os compromissos metafísicos dessas duas maneiras de encarar o mundo da vida e os processos que nele ocorrem: “... para o pensador populacional darwinista, os tipos não são reais, somente os indivíduos dissímeis e as populações que eles compõem (não há dois indivíduos idênticos no mundo). Pelo contrário, para o tipologista os tipos são reais, a variação não” (p. 567).

Esses colaboradores propõem-se, contudo, a superar essa dicotomia de modo a adequar a discussão aos desenvolvimentos recentes em biologia, em particular ao programa da chamada ‘evo-devo’, a que nos referiremos mais adiante. Eles defendem que o darwinismo mantém, na verdade, um compromisso com a noção de tipo, embora de caráter não essencialista. O tipo referir-se-ia, nesse novo contexto, a uma forma ou plano básico, compartilhado por organismos de várias espécies e herdada de um ancestral comum. O tipo resulta, portanto, de contingências históricas complexas, além da atuação de uma pluralidade de fatores causais:

... acreditamos que para entender de uma forma mais adequada a origem, desenvolvimento e evolução da forma orgânica é necessário fazer uma aproximação que envolva fatores seletivos, estruturais e históricos, uma vez que uma conjunção destes fatores foi a causa de cada uma das formas biológicas que surgiram em nosso planeta (p. 581).

Nesse contexto, Martínez-Bohórquez e Andrade apontam tentativas recentes, no contexto do darwinismo, de salvar a existência de classes naturais com base na noção de “essências históricas” (p. 571).

3.4 Adaptacionismo

Sepúlveda, Meyer e El-Hani tratam, no cap. 7, de uma das mais acirradas polêmicas em filosofia da biologia. Apesar do seu caráter eminentemente filosófico, como sublinharemos a seguir, seu estopim foi um artigo de dois biólogos, Gould & Lewontin, datado de 1979, e que se tornou um clássico.

O confronto de posições exigiu, efetivamente, que se esclarecesse o conceito de adaptação, entre outros, e que se justificasse as práticas explicativas ditas ‘adaptacionistas’. Diante das críticas feitas a tais práticas, houve quem defendesse o abandono, pura e simplesmente, daquele conceito; ou, de forma menos radical, a sua redefinição. Outros propuseram novos conceitos, como os de *exaptação* e de *aptação*, para delimitar o que julgavam estar em questão.

Distinguiu-se, no desenrolar desse debate, não somente diferentes tipos de *adaptacionismo* mas, também, nuances na posição rival, conhecida como *construtivismo*. Sepúlveda et al. discutem três variedades de adaptacionismo, empregando um referencial proposto por Godfrey-Smith: o empírico, o explanatório e o metodológico. Cada uma dessas variedades enfrenta problemas peculiares.¹⁷

Por exemplo, no caso do *adaptacionismo explanatório*, Sepúlveda et al. discutem se é justificável que se privilegie a “complexidade do *design*”¹⁸ como sendo “o problema central da biologia evolutiva” (p. 226). Uma justificativa, para ser considerada *científica*, não tem que ser estritamente empírica. Critérios lógicos e metafísicos estão envolvidos no caso em tela. Sepúlveda et al. identificam, por exemplo, o compromisso de alguns dos defensores do adaptacionismo explanatório com uma visão de mundo secular. É importante que tais compromissos sejam postos em evidência, afinal, a atividade científica desenvolve-se em um ambiente no qual se incluem concepções filosóficas de vários tipos (por exemplo, imagens de natureza e de ciência).

O *adaptacionismo empírico* é mais austero em seus critérios: trata-se de tentar decidir, em bases exclusivamente empíricas, a aceitabilidade das diferentes apostas explicativas (baseadas em seleção natural e em outros fatores: estruturais, históricos, deriva, etc.). Sepúlveda et al. mostram que isso não é fácil de realizar e, frequentemente, não pode ser feito, o que leva a se buscar outros critérios (ou valores cognitivos), como os de plausibilidade, valor heurístico etc.

O *adaptacionismo metodológico* pretende justificar-se em bases indutivas: o sucesso histórico da abordagem adaptacionista seria a sua credencial. Contudo, argumentos indutivos (sobretudo os de caráter histórico — metaindutivos portanto!) não são provas

¹⁷Uma tentativa análoga de distinguir variedades de *construtivismo* — uma postura que se apresenta como alternativa ao adaptacionismo — encontra-se em Godfrey-Smith (1998). Lewontin (2002) distingue, do mesmo modo, diferentes sentidos do termo ‘construção’.

¹⁸Nota do Editor: optamos por manter o termo em inglês *design* em vários dos capítulos por não encontramos um termo de consenso que se mostrasse equivalente em português. Algumas traduções aventadas foram: *projeto* e *desenho*. O leitor pode, se preferir, tomar como referência alguma dessas traduções, atentando, contudo, para o contexto dos problemas discutidos e os significados técnicos relevantes.

definitivas, e seus resultados podem sempre ser contestados à medida que surgem novas evidências.

Usualmente, o adaptacionismo é considerado uma posição funcionalista e foi, por isso, atacado por Gould e Lewontin, que apontaram os riscos de se privilegiar uma estratégia explicativa à exclusão de outras, *prima facie* plausíveis, com um caráter estruturalista. Funcionalismo e estruturalismo podem ser encarados, portanto, como balisamentos filosóficos fundamentais que distinguem programas de pesquisa científica (LAKATOS, 1978) e condicionam os métodos e valores (ou fins) adotados em cada um deles.

Sepúlveda et al. defendem que se deva evitar tais dicotomias que dominam o debate. A proposta desses colaboradores é que se assuma uma postura mais pragmática (eles não usam o termo, contudo) tendo como referência central os ganhos decorrentes de um pluralismo com respeito aos tipos de explicação. Ao pregarem essa atitude pluralista, impõe-se a tarefa de discutir os “desafios empíricos, teóricos e metodológicos” (p. 228) enfrentados por diversas estratégias explicativas, incluindo o adaptacionismo, que está no fulcro da controvérsia.

O funcionalismo e o estruturalismo são tematizados, na contribuição de Martínez-Bohórquez e Andrade para este livro, em um contexto um pouco diferente, mas relacionado com o anterior, que é o da dicotomia entre o pensamento populacional e o pensamento tipológico. Vimos acima que eles pregam, igualmente, a superação dessas dicotomias.

Além de requerer análises de conceitos presentes no discurso do biólogo evolutivo, como o de adaptação, o desenvolvimento dessa polêmica levantou questões metodológicas, típicas em filosofia da ciência — concernentes à testabilidade das explicações de corte adaptacionista. Um dos alvos das críticas foi as estorieta (*just-so stories*) adaptacionistas, propostas para explicar toda sorte de características dos organismos — relativas à forma e à função. A tese adaptacionista a respeito do poder explicativo da seleção natural (à exclusão de outros mecanismos) não seria testável; e as estorieta geradas com base nessa tese tampouco poderiam ser submetidas à prova empírica (SOBER, 2000, p. 124).

Wilson e Sober (1994) apontam em outra direção, destacando que as explicações adaptacionistas — ao dispensarem um conhecimento acerca dos detalhes dos mecanismos subjacentes (genéticos, fisiológicos, bioquímicos etc.) —, permitem uma visão unificada de processos que são muito diferentes nesses vários níveis. Esta é uma virtude sobretudo metodológica: “O programa adaptacionista é valioso, mesmo se as suas predições se mostrarem falseadas. Se nós conhecemos as características que os organismos teriam se a seleção natural fosse a única influência nas trajetórias evolutivas, então desvios constatados relativamente a essas características constituem evidência de que fatores outros que a seleção natural tiveram um papel significativo (WILSON; SOBER, 1994, p. 588).

Sabemos que a falseabilidade foi proposta por vários filósofos como o critério básico de cientificidade. Sepúlveda et al. argumentam que não basta propor narrativas plausíveis sobre a evolução dos organismos (que se ajustem, em princípio, aos requisitos de um processo como o de seleção natural). Requer-se, ademais, um crivo que aponte a narrativa que tenha mais sustentação empírica. A adequação empírica seria, portanto, o valor cognitivo fundamental, embora, como assinalamos acima, frequentemente este valor não seja aplicável pela insuficiência de observações e resultados experimentais. Nesse contexto, os posicionamentos filosóficos (axiológicos e outros) ganham relevo, e podem vir a ser decisivos para orientar a própria atividade científica.

3.5 Níveis e unidades de seleção

Este é um problema que continua mobilizando tanto filósofos quanto biólogos —, e recebe um tratamento detalhado no cap. 8 (texto F), escrito por Santilli, que ressalta a sua dimensão conceitual, e não somente empírica: “A identificação de unidades de seleção requer tanto análise conceitual — para se convencionar o que se entende por grupo — como trabalho empírico, de examinar caso a caso” (p. 599).

Um aspecto central do debate que se instalou em torno desse tópico consiste na atribuição de realidade (ou não) a uma unidade de seleção, isto é, aos processos causais em que, supostamente, estaria envolvida. Santilli ressalta como isso evoca a persistente disputa entre as posturas realistas e não-realistas (sejam elas convencionalistas ou instrumentalistas), que já havíamos destacado acima. Uma evidência clara disso é o que afirma o filósofo E. Sober (1993) a respeito do que seria a temática central de um dos seus livros, que aborda esse debate:

... é sobre miragens. É sobre um conjunto de problemas conceituais que impediram que se atingisse a clareza na teoria evolutiva (...) Distinguir realidade da ilusão é um empreendimento caracteristicamente filosófico. Também acontece de ser parte da atividade corrente da própria ciência.¹⁹

Santilli destaca a importância filosófica do clássico de G. Williams, *Adaptation and natural selection*, publicado em 1966, onde ele apresenta uma série de argumentos contra a tese de que há seleção no nível de grupo e, conseqüentemente, adaptações relativas a grupos. Williams envolve-se, de fato, com o que chama de “dificuldades semânticas” (*apud* SOBER, 1995, p. 126), e propõe-se a resolvê-las com uma análise dos conceitos de *adaptação* e de *seleção*, e de sua aplicabilidade a diferentes níveis.

Santilli aponta para o caráter “oneroso, ou teoricamente custoso” (p. 592) do conceito de adaptação, segundo Williams. Efetivamente, na tentativa de evitar “distrações desnecessárias” e desenvolver uma “ciência rigorosa para analisar a adaptação”, Williams propõe uma regra básica ou doutrina, associada a um princípio de parcimônia: “...

¹⁹Sober (1993, p. 1- 2). Todas as traduções são livres, salvo indicação em contrário.

Ao tentar explicar a adaptação, deve-se assumir a adequação da forma mais simples de seleção natural, a de alelos alternativos em populações Mendelianas, a menos que a evidência claramente mostre que essa teoria não é suficiente ...” (WILLIAMS *apud* SOBER, 1995, p. 121).

A aptidão de um grupo seria, então, uma “miragem” (termo usado por Sober), um mero “reflexo” das aptidões dos indivíduos situados em níveis inferiores de organização, estas sim reais. Embora este filósofo, em última análise, não acompanhe Williams nessa conclusão, ele aponta a importância deste último ter reconhecido um problema *filosófico* em biologia evolutiva:

... um problema fundacional, e não um problema estreito e técnico. É necessário esclarecer os conceitos de aptidão, seleção e adaptação para se poder pensar de forma apropriada sobre as unidades de seleção (SOBER, 1995, p. 5).

Williams teria, contudo, sucumbido a uma outra miragem — continua Sober —, a da seleção gênica (Ibid. id.) que, ao apelar para o princípio de parcimônia, levou-o a localizar a unidade de seleção no nível mais baixo. Williams defende, de fato, o chamado ‘ponto de vista do gene’ (ou ‘gênico’), que é examinado detidamente por Santilli no cap. 8 (texto F).

Dawkins irá popularizar e radicalizar essa perspectiva em *O gene egoísta* (1976). Que vantagens (científicas e/ou filosóficas) o ponto de vista do gene possui com respeito a outros pontos de vista, que apontam para a existência de diversas unidades e níveis de seleção? Usualmente, entende-se a posição de Williams e de Dawkins a respeito do nível apropriado de seleção como uma posição reducionista. Haveria que se investigar, no entanto, o tipo de redução envolvida e o que se pretende com essa estratégia (as considerações feitas por Martínez, no cap. 1 (texto A), são úteis para tanto).

A despeito de suas discordâncias, Sober avalia que Williams deu uma importante contribuição filosófica:

Porque as questões são fundacionais, há escopo considerável para questões que são de natureza filosófica. É impossível se pensar acerca da controvérsia em torno das unidades de seleção, a menos que se pense a respeito da causalidade, acaso, explicação e redução (SOBER, 1993, p. 5).

Nesta passagem, Sober aponta problemas filosóficos ainda mais gerais, que transcendem as fronteiras da biologia, e mesmo da filosofia da ciência, adentrando no território da metafísica.

Efetivamente, Santilli enfatiza, em sua contribuição para este livro, como estão sendo invocados diferentes critérios de individuação para se distinguir os níveis de seleção. Pabón-Mora e Gonzáles, no cap. 5 (texto D), tangenciam, a seu turno, o problema metafísico da individuação, no contexto da evolução dos genes:

... A unidade na evolução organísmica (a espécie) mantém-se um indivíduo, mas cada um dos milhares ou milhões de genes de um organismo também possuem sua própria individualidade e seu próprio destino evolutivo e, conseqüentemente, a seleção natural — ou qualquer outro fator com capacidade de modificar o destino evolutivo —, tem duas escalas de ação possíveis, mas independentes: a organísmica e a gênica. Portanto, inferir a evolução das linhagens de genes é uma tarefa muito mais complicada do que a dos próprios organismos dos quais fazem parte (p. 548).

Santilli sublinha, adicionalmente, a importância de se explicitar, com respeito ao problema das unidades de seleção, quais as “posições filosóficas” (p. 598) assumidas pelos vários protagonistas, que ela situa entre os extremos do monismo e do pluralismo. Vimos que posições análogas surgem quando filósofos se debruçam sobre a natureza das espécies biológicas, como indica Gonzáles em seu capítulo dedicado a este tópico. Chamamos a atenção para o fato de que em vários dos capítulos desse livro advoga-se uma postura pluralista (por oposição a uma monista), embora estejam voltados para diferentes temáticas.

3.6 Seleção natural

A seleção natural foi descrita por Darwin em termos abstratos, já que ele não conhecia o mecanismo gerador das variações nas características dos seres vivos; tampouco tinha uma teoria correta a respeito de como se dá a herança dessas características. Embora isso possa ser visto como uma limitação da teoria darwinista, na verdade foi um dos seus trunfos, explicando que tenha podido resistir às vicissitudes da pesquisa e às críticas a que foi submetida por mais de 150 anos.

O caráter abstrato da seleção natural permitiu, por outro lado, que ela fosse aplicada a novos domínios de fenômenos e facilitou sua integração com outras teorias, como foi o caso da genética a partir do séc. XX. Santilli, no cap. 8 (texto F), destaca esse ponto, no contexto do tópico das unidades e níveis de seleção, e discute algumas propostas recentes de reformulação do mecanismo de seleção natural, como a de Lewontin, que estabelece, fundamentalmente, os princípios de variação fenotípica e de aptidão diferencial herdável. Dada a importância filosófica do tema, e não somente científica, mencionaremos a seguir outras tentativas nessa direção.

Hull propôs que se redescrevesse o processo selecionista em termos dos conceitos de ‘replicador’, ‘interagente’ e ‘linhagem’. Eles são definidos com base nos papéis (ou funções) causais que certas entidades, a serem identificadas em cada sistema particular, desempenham no processo. Trata-se, portanto, de uma alternativa funcionalista a abordagens como a de Lewontin. Na evolução biológica, como usualmente descrita, o gene, o organismo e a espécie podem ser vistos como instanciando aqueles papéis,

definidos de modo abstrato.²⁰ Hull (2001, p. 21) argumentou, inclusive, que se houver regularidades universais em biologia, elas devem ser encontradas nesse nível abstrato, e não no nível das descrições usualmente empregadas pelos biólogos.

A proposta de um “darwinismo universal”, formulada originalmente por Dawkins em 1983, pressupunha uma descrição do processo de seleção natural que pudesse aplicar-se a qualquer forma possível de vida. Segundo uma tal descrição abstrata, pode haver uma variedade de implementações materiais desse processo. Por exemplo, outras moléculas poderiam desempenhar o papel de replicador que, nas formas conhecidas de vida, é exercido pelo DNA.

Dennett (1995) e outros autores²¹ vão além, não restringindo aos seres vivos as aplicações possíveis desse mecanismo. Ele sustenta que a seleção natural é um algoritmo e, portanto, neutro com relação ao substrato material que o implementa. O substrato biológico (chamemo-lo assim) é um deles, mas esse algoritmo pode ser implementado, igualmente, em substratos não-biológicos, de modo a explicar a complexidade adaptativa, que usualmente toma a forma de projetos (*design*), como os que estão incorporados nos seres vivos. Podemos entrever, desse modo, complexidade adaptativa em sistemas fora do domínio biológico, e explicar sua evolução em termos seletivos.²²

O interesse em se reformular de modo abstrato o mecanismo de seleção natural continua presente nos trabalhos de filósofos da biologia. Godfrey-Smith (2009) discute tanto as formulações do processo de seleção natural que considera “clássicas” (como a de Lewontin), quanto a abordagem em termos de replicadores. Ele critica esta última argumentando que não é preciso haver entidades que se repliquem com alta fidelidade para que ocorra um processo evolutivo. Com base nisso, ele argumenta que a abordagem em termos de replicadores é, de fato, um caso especial da abordagem clássica: aquela no qual temos herança com alta fidelidade e reprodução assexuada. Não caberia apresentar aqui os detalhes da descrição que propõe Godfrey-Smith, em termos da noção de *população darwiniana*, mas, simplesmente, assinalar a sua motivação, que não é prática — como a de estender o domínio de aplicação da seleção natural de modo a modelar processos em outros domínios, não-biológicos —, mas “fundacional”: impor uma ordenação na miríade de processos evolutivos envolvendo tais populações (2009, p. 3, 24).

Essa mesma motivação está presente no livro de Jablonka & Lamb (2006). Elas defendem que se abandone completamente as noções de replicador e de veículo/interagente, e que se dirija o foco para a existência de sistemas não-genéticos de herança. Os trabalhos

²⁰Há diferenças entre Dawkins e Hull no modo de conceberem o papel dos organismos. Dawkins propôs o termo “veículo”, em lugar de “interagente”, para designar aquilo que desempenha as funções do organismo na biologia evolutiva. Santilli discute essas diferenças entre as duas formulações e ressalta que enquanto os veículos de Dawkins são passivos, os interagentes de Hull (ao que nós agregaríamos os “operadores” de Waddington) são ativos, no sentido de que os efeitos das suas interações com o ambiente não podem ser desprezadas no processo evolutivo.

²¹Destacariamos Campbell (1973), Cziko (1995) e Plotkin (1997), para citar somente alguns.

²²A respeito do programa de uma epistemologia evolucionista, ver Abrantes (2004, 2007).

de Jablonka, Lamb e Godfrey-Smith interessam-nos de forma particular, pois abrem caminho, de diferentes modos, para que se acomodem os efeitos da cultura na evolução de várias espécies, tópico que discutiremos adiante.

4 Integrando evolução e desenvolvimento

A ‘biologia evolutiva do desenvolvimento’, também conhecida como ‘evo-devo’, é um programa que se propõe a reintegrar os processos de desenvolvimento e os processos evolutivos. Caponi, no cap. 9, avalia que está sendo promovida uma “nova síntese”, uma “segunda teoria da evolução”. No espírito desta *Introdução*, estamos interessados sobremaneira em como se dá a participação dos filósofos nesse empreendimento. Ao ver desse colaborador, eles podem tornar mais nítidos os “contornos” e a “arquitetura” de uma nova teoria, “mais claros seus pressupostos e conceitos fundamentais, e a mostrar como é que ela se articula com a sua irmã maior (...)” (p. 285).

A investigação filosófica que empreende Caponi sugere que a evo-devo tem um novo objeto de explicação (ou *explanandum*): a unidade de tipo, a “permanência da forma ancestral” (p. 287). O neodarwinismo tradicionalmente considerou, em vez disso, que a diversidade das formas biológicas é que necessita ser explicada, e invocou a seleção natural (dentre outros fatores causais) com essa finalidade.

Teríamos não somente uma questão pragmática, mas uma divergência de fundo em torno do que o filósofo S. Toulmin, citado por Caponi (p. 288), chamou de “ideais de ordem natural”: “Estes são pressupostos que, para uma teoria particular, definem o que é o caso quando nada ocorre e assim estabelecem o horizonte de permanência sobre o qual irrompem os fatos a serem explicados por dita teoria”.

Na tentativa de caracterizar, de forma aceitável, essa “segunda teoria da evolução”, Caponi retoma a distinção, que propôs Lewontin, entre modelos transformacionais — que têm na teoria da evolução de Lamarck o seu protótipo — e modelos variacionais (ou selecionistas) da evolução, que surgem a partir de Darwin. Para que se reconstrua de modo satisfatório a história da ideia de evolução, sustenta Caponi, a dicotomia entre pensamento tipológico e pensamento populacional deve ser substituída pelos modelos tematizados por Lewontin.

Caponi se pergunta se a evo-devo retomaria a perspectiva transformacional — fazendo da ontogênese a causa da filogênese — e é taxativo em negar que essa teoria pretenda ressuscitar uma concepção pré-weismanniana de herança. Ele acha relevante, entretanto, que se introduza um novo conceito, o de “seleção interna ou desenvolvimental”, que seria “absolutamente distinto e irreduzível ao conceito de seleção natural” (p. 293). Para entender como esse novo conceito permite uma compreensão mais complexa da causalidade envolvida no processo evolutivo, Caponi retoma a distinção entre causas próximas e causas remotas (ou últimas), que foi tematizada por Mayr.

Ele argumenta que a evo-devo pauta-se, como a teoria da seleção natural, por um modelo variacional de explicação. Além disso, a evo-devo seria uma disciplina histórica, investigando as causas remotas das formas biológicas, e não somente as causas próximas, objeto tradicional da biologia do desenvolvimento. A noção de causa remota teria, contudo, que ser “ampliada e redefinida” (p. 298) para que se pudesse levar em conta as restrições ao processo evolutivo que têm origem no desenvolvimento dos organismos, um tema que é tratado no cap. 6 (texto E).

Para Caponi não há, necessariamente, contradição entre essas teorias, e muito menos incomensurabilidade, como sugerem os mais afoitos. Elas delimitariam, na verdade, diferentes “domínios disciplinares” (p. 287), dirigindo o foco para a investigação de problemas de tipo diverso. A integração entre essas teorias exigirá, contudo, revisões no modo de se entender a causalidade nos processos evolutivos.

Ainda é cedo para se saber quão radicais serão as revisões teóricas necessárias para se promover uma reintegração entre ontogenia e filogenia. Os partidários da chamada ‘teoria dos sistemas de desenvolvimento’ (*developmental systems theory*), como Oyama, Griffiths e Gray (2001), por exemplo, vão além do que propõe a evo-devo e defendem que a evolução biológica seja pensada em bases totalmente novas. As teses seguintes resumem a proposta dessa teoria (que abreviaremos, doravante, por TSD):

- 1) os sistemas orgânicos herdam toda a matriz de desenvolvimento (incluindo nichos construídos) e não só o genoma;
- 2) os genes interagem com muitos outros fatores (recursos) no desenvolvimento dos sistemas, não tendo qualquer papel privilegiado;
- 3) não somente os genes, mas também os demais fatores da matriz de desenvolvimento são considerados portadores de informação;
- 4) todo o processo de desenvolvimento dos sistemas se reconstrói a cada geração.

Portanto, a evolução é vista pela TSD como a replicação diferencial de *ciclos de vida* tomados como um todo, sem privilegiar qualquer recurso da matriz de desenvolvimento. Isso leva a que se rejeite, de modo radical, o ponto de vista do gene. A evolução continua podendo ser traduzida pela fórmula ‘variação + replicação diferencial’, mas há uma grande mudança de perspectiva, ao não se isolar o organismo do ambiente (físico, biológico, social e, eventualmente, cultural).

Martínez sublinha, no cap. 1 (texto A), o caráter não-reducionista da TSD, ao rejeitar que haja algum recurso controlando todo o processo. Em vez disso, um grande número de recursos, que incluem o ambiente, participam tanto do desenvolvimento dos organismos como da evolução em uma linhagem.

A evo-devo e a TSD convergem em muitos pontos, mas há diferenças importantes que levam a questionar se podem ser vistas como versões teóricas de um mesmo programa

mais geral. Alguns autores salientam que o foco da primeira está no desenvolvimento morfológico, enquanto que a TSD estaria voltada, primordialmente, para o desenvolvimento psicológico e comportamental, o que põe em relevo a cultura como recurso da matriz de desenvolvimento de diversas espécies (Krohs, 2006). As propostas da TSD repercutem, desse modo, nas discussões a respeito da evolução do comportamento animal, a que nos referiremos em seguida.

Vários articuladores da TSD defendem, efetivamente, que se inclua a cultura como um dos recursos na cadeia de desenvolvimento, pelo papel decisivo que desempenha na evolução da espécie humana. Autores como Laland (1994) reforçam essa tese, pregando que se estenda ainda mais o “fenótipo estendido” de Dawkins, de modo a incluir a cultura.

Sendo este o caso, então “humanos tiveram cultura antes mesmo de serem humanos”, ponderam Griffiths e Gray (1998). Com isso querem dizer que a nossa psicologia teria sido moldada culturalmente: “muitas características espécie-típicas da psicologia humana podem depender, de modo crítico, de características da cultura humana replicadas de modo estável” (p. 140-1).

A teoria da dupla herança, discutida por Abrantes & Almeida no cap. 12, vai na mesma direção: a cultura seria a causa última de várias características da psicologia social humana. De diferentes modos, todas essas propostas conduzem a uma problematização das dicotomias inato/adquirido, natureza/cultura, que se mostraram por demais simplistas (Abrantes, 2014).

5 As origens da cultura e o comportamento animal

Este livro dedica vários capítulos ao tema da evolução do comportamento e dos mecanismos psicológicos que lhe dão suporte causal. O problema da origem da cultura e sua eventual contribuição para o aumento da adaptabilidade de várias espécies animais (em especial entre os grandes símios e na linhagem dos homínídeos) estão no centro dessa temática mais ampla.

Martínez-Contreras, no cap. 10 (texto G), defende a necessidade de um “modelo primatológico de cultura” em substituição aos modelos tradicionais, que estariam contaminados pelo antropocentrismo. Ele propõe que se adote um “conceito naturalizado de cultura” (p. 633) que reflita um real compromisso com a continuidade entre os mundos animal e humano. Desse modo, não só se evitaria o antropocentrismo que caracterizou o nosso estudo da cultura no mundo animal, mas, ao inverso, possibilitaria que humanos fossem vistos somente como mais uma espécie possuindo cultura. As diferenças entre os comportamentos dos grandes símios, por exemplo, e a espécie humana, no que tange à cultura, seriam somente de grau e não de tipo; ou seja, haveria propriedades comuns dos fenômenos culturais entre essas espécies de primatas, ao lado das particularidades próprias a cada espécie.

Para que se abrace uma postura naturalista é preciso explicitar, segundo Martínez-Contreras, os “compromissos metafísicos” (p. 615) que, não somente entre os filósofos, mas também entre os primatólogos, teriam impedido que se reconhecesse essa continuidade. Nesse contexto, ele faz considerações breves (já que não constitui o foco do seu trabalho), mas relevantes para os propósitos desta *Introdução*, a respeito de como vê as relações entre filosofia e ciência.

Martínez-Contreras define os problemas metafísicos, a que habitualmente se dedicam os filósofos, como “asseverações argumentativas que não podem ser contrastadas para ter verificação ou falsação, mas que são propostas com a finalidade de que eventualmente possam ser” (p. 615).

Várias indagações surgem de imediato: a atividade científica pode desenvolver-se sem compromissos metafísicos de qualquer ordem? Tais compromissos sempre funcionam como um entrave ao desenvolvimento científico, como pensam os positivistas de todos os quilates?

Martínez-Contreras não compartilha de posições extremas que defendem uma depuração do discurso científico, de modo a eliminar todo vestígio metafísico, como deixa claro em passagens como as seguintes: “Ao discutir a cultura, os naturalistas — o conjunto de cientistas que estudam a natureza — agem como filósofos, adotando compromissos metafísicos” (p. 615). E acrescenta, mais adiante, no seu texto: “... consideramos que o conceito de cultura, tão importante na discussão do que significa “ser humano”, está comprometido com posições metafísicas no sentido da palavra acima mencionada” (p. 616).

Ele mostra, por exemplo, que um tratamento das relações entre pensamento, linguagem e cultura nos envolve em problemas metafísicos complicados. Para desenvolver o seu projeto de naturalização da cultura, propõe que se desvincule a atribuição de cultura da atribuição de linguagem aos animais, o que esteve por demais confuso, a seu ver, na tradição filosófica e científica. A distinção que considera pertinente para a atribuição de cultura é entre comportamentos inatos e comportamentos aprendidos socialmente por imitação (aprendizagem observacional).

Martínez-Contreras pergunta-se, de todo modo, se “o conceito de cultura deixou de estar no âmbito da metafísica para passar ao da ciência” (p. 614). A caracterização mesma que ele faz da metafísica indica que a delimitação entre esses âmbitos não é completamente nítida. Tanto os compromissos com a continuidade quanto com a descontinuidade — na descrição dos comportamentos exibidos pelas espécies animais, e na imputação de capacidades psicológicas com a pretensão de explicá-los —, podem ser encarados, em última instância, como metafísicos. Martínez-Contreras destaca, de toda forma, a contribuição dos primatólogos japoneses para mudar os modelos de cultura tradicionalmente empregados, e demover a discussão da estratosfera especulativa através do aporte das evidências empíricas pertinentes.

Ele restringe a sua investigação detalhada do problema da atribuição de cultura a duas

espécies de primatas, dos gêneros *Macaca* e *Pan*. Gostaríamos de destacar aqui o famoso caso dos macacos japoneses lavadores de batatas que esteve, e ainda permanece, no centro da discussão a respeito das possibilidades de aprendizagem social nessa espécie. Não há dúvida de que temos aqui um fenômeno cultural, seja com base na definição de cultura proposta por Martínez-Contreras, seja na definição que é apresentada no capítulo escrito por Abrantes & Almeida. A controvérsia reside na determinação da modalidade de aprendizagem social envolvida na difusão e na manutenção desse comportamento na referida população.

A velocidade com que um comportamento se difunde é um parâmetro empírico importante para distinguir entre modalidades de aprendizagem social. Outro parâmetro frequentemente mencionado é o percentual de indivíduos que, em determinado período de tempo, tornam-se capazes de adquirir o novo comportamento.

É igualmente importante, nesse contexto, a distinção entre participar de uma tradição cultural e acumular cultura. Há modalidades de aprendizagem social que possibilitam manter um comportamento através das gerações (no caso dos macacos japoneses, o comportamento de lavar batatas, e que ocorre somente em uma população dessa espécie), mas que, entretanto, *não* possibilitam acumulação de cultura, ou seja, a incorporação no seio da população, e através das gerações, de inovações comportamentais resultantes, originalmente, de aprendizagem individual.

Por outro lado, discute-se na literatura as capacidades cognitivas que são requeridas não simplesmente para se ter cultura mas, além disso, para acumulá-la. Martínez-Contreras critica a tese, proposta originalmente por M. Tomasello, de que o “efeito catraca” (*ratchet effect*) seria a condição cognitiva para que se dê a acumulação cultural, e que estaria restrita aos humanos. Para Martínez-Contreras isso é, simplesmente, mais uma manifestação de antropocentrismo.

Qualquer que seja a posição defendida é inelutável, de toda forma, que se ofereça uma explicação de como tais condições cognitivas evoluíram, ou seja, de quais foram as pressões seletivas que favoreceram, em uma dada espécie e em certas condições, a sua evolução (e, eventualmente, explicar por que isso não ocorreu em outras linhagens). Tais investigações podem reforçar a tese, que é favorecida por Martínez-Contreras, de que as diferenças nas capacidades cognitivas das espécies de primatas em tela sejam somente de grau. O encaminhamento dessas questões ainda requer muita pesquisa empírica, associada à geração de hipóteses que permitam norteá-la.

Ao final da sua contribuição para este livro, Martínez-Contreras apresenta evidências de que há, em sociedades de chimpanzés, uma grande diversidade de padrões comportamentais tendo uma base claramente cultural, algo só comparável à que se observa nas sociedades humanas. O acúmulo e a sistematização das evidências empíricas fez com que, afirma ele, “o termo cultura deixasse de ser um termo exclusivamente metafísico, semelhante ao de mente ou de intencionalidade” (p. 634). De toda forma, não mais caberia a distinção entre ‘protocultura’ (termo antes empregado para descrever compor-

tamentos em primatas não-humanos) e ‘cultura’, que estava exclusivamente reservado para descrever a diversidade comportamental nas sociedades humanas.

As discussões do capítulo de Martínez-Contreras e dos que se seguem ilustram, de modo exemplar, como problemas filosóficos e científicos de diferentes tipos estão interligados. As teorias a respeito da evolução humana que emergiram das críticas contundentes dirigidas à sociobiologia vêm recebendo, de fato, muita atenção dos filósofos da biologia, e os resultados desse trabalho têm comparecido, inclusive, em livros introdutórios.²³ Esse exame filosófico adquire um tom construtivo quando aponta soluções para problemas tanto conceituais quanto empíricos e explicita os pressupostos dessas várias teorias.

Na atualidade, há, fundamentalmente, cinco abordagens que se aplicam ao estudo do comportamento humano e sua evolução, modelos e métodos emprestados à biologia: a sociobiologia humana, a ecologia comportamental humana, a psicologia evolucionista, a memética e a abordagem de coevolução gene-cultura (LALAND; BROWN, 2002).

As perspectivas que essas várias abordagens assumem são, por vezes, divergentes, a despeito de compartilharem um objeto comum e adotarem um arcabouço teórico darwinista. Mesmo nesse plano, há diferenças, contudo, no que cada uma delas considera central para que uma dada teoria da evolução humana possa ser classificada como darwinista. Há, portanto, um amplo campo para o trabalho do filósofo, que consiste em explicitar os pressupostos desses diversos programas e compará-los nessas bases.

É particularmente importante destacar o que se assume com respeito:

- a) a uma particular concepção da mente e da sua arquitetura;
- b) ao papel da cultura;
- c) aos níveis nos quais se supõe ocorrer a seleção natural.

A ecologia comportamental entende os comportamentos como soluções para problemas adaptativos postos ao indivíduo pelo ambiente, e limita-se a esse plano observacional, sem especular a respeito das causas psicológicas desses comportamentos.

Waizbort e Porto, no cap. 11, destacam os compromissos da psicologia evolucionista com uma concepção, ao mesmo tempo, inatista, computacional e modular para a mente humana. A despeito de diferenças significativas, uma análise detida revela que a teoria da dupla herança, discutida no cap. 12, e a psicologia evolucionista compartilham vários pressupostos a respeito da arquitetura da mente humana (embora, por exemplo, Richerson e Boyd não se comprometam tanto com o caráter massivamente modular da mente humana, como a psicologia evolucionista). Embora seja possível elaborar

²³A celeuma gerada pelas primeiras tentativas de aplicar a sociobiologia ao comportamento humano, sobretudo por E. O. Wilson, atraiu, desde o primeiro momento a atenção de filósofos como Kitcher (1985) e, pelo seu enorme impacto, dentro e fora da comunidade científica, suscitou até investigações sociológicas. Ver, por exemplo, Segerstråle (2001).

argumentos e apontar evidências empíricas a favor de uma particular arquitetura, ainda estamos diante de um caso típico de subdeterminação da teoria pela evidência. Essa situação abre espaço para que autores simpáticos a uma perspectiva construtivista questionem essa concepção modular de mente, e suas supostas implicações para a compreensão do comportamento humano e sua evolução.²⁴

Para os fins a que nos propomos nesta *Introdução*, gostaríamos de destacar um tópico que permeia os capítulos 10 (texto G), 11 e 12: a cultura como fator na plasticidade comportamental dos grandes símios e das espécies hominídeas, bem como na sua evolução. As várias abordagens da evolução humana, hoje em debate, dão pesos diferentes à importância evolutiva da cultura mesmo no caso humano.

A teoria da dupla herança é assim denominada porque admite existir, ao lado de uma herança genética, uma nova modalidade de herança, a cultural, que distingue a evolução humana da que ocorreu em outras espécies. Esta teoria é uma representante da abordagem de coevolução gene-cultura.

É preciso, evidentemente, definir o conceito de cultura, já que foram propostos dezenas deles. Defendemos que 'cultura' seja entendido como um termo teórico, isto é, que só adquire pleno significado no interior de uma teoria. As muitas definições de cultura apontam, na verdade, uma pluralidade de teorias, nas quais esse conceito desempenha diferentes papéis na explicação e predição do comportamento.

É preciso distinguir duas concepções de cultura: a evocada e a epidemiológica. A primeira está associada à psicologia evolucionista, como destacam Waizbort e Porto, em sua contribuição para este livro, e, grosso modo, pressupõe que temos muita informação inata, incorporada nos vários módulos dedicados que os psicólogos evolucionistas supõem integrar a mente humana. Essa informação é disparada (evocada) em certas circunstâncias ambientais. A divergência de comportamentos resultaria, primariamente, das diferenças nos ambientes em que vivem os indivíduos, fator que se combina à informação inata relevante.

Embora reconheçam as contribuições das teses da psicologia evolucionista a respeito da cultura evocada, Richerson e Boyd consideram-nas insuficientes para explicar a diversidade de comportamentos humanos e defendem, em seu lugar, uma concepção epidemiológica de cultura, proposta originalmente por Sperber (1996).

As várias teorias a respeito da evolução humana podem ser distinguidas, nesse tocante, no que diz respeito a como distribuem a informação (cultural, no caso) entre os pólos da mente, de um lado, e do ambiente, de outro. Para a ecologia comportamental toda a informação relevante está no ambiente, incluindo as interações observadas entre os indivíduos e destes com o ambiente. A psicologia evolucionista, como destacamos, tende a enfatizar a informação incorporada nas mentes individuais.

²⁴ Abrantes (2006a) detém-se em algumas dessas críticas de caráter construtivista, que enfatizam processos de construção (no caso, cultural) de nichos. Ver a nota 17.

Abrantes & Almeida destacam que a teoria da dupla herança trabalha, por sua vez, com os três polos: o indivíduo, o ambiente e a cultura, argumentando que o pólo da informação cultural não deve ser eliminado e/ou absorvido pelos demais, sob pena de não ser possível tratar a sua dinâmica de modo (relativamente) autônomo. Contrariamente à memética, contudo, essa autonomia não é total à medida que os vieses psicológicos inatos dos indivíduos condicionam não só o comportamento, mas a própria dinâmica cultural, que se reflete em um plano populacional (aqui, o papel do pensamento populacional é bastante claro).

No que diz respeito aos pressupostos relativos aos níveis em que se dá a seleção, gostaríamos de sublinhar que a teoria da dupla herança supõe que a seleção no nível do grupo é uma força que não pode ser desprezada, se quisermos compreender a especificidade da evolução humana. Esta hipótese é discutida em detalhes no cap. 12 e pressupõe uma série de mecanismos que mantêm as diferenças culturais entre os grupos humanos, mesmo no caso de haver um alto fluxo de migração dos membros desses grupos.

Outras teorias da evolução humana, como a psicologia evolucionista, não consideram que a seleção no nível do grupo seja uma força com intensidade suficiente para ter efeitos significativos. Waizbort e Porto, no cap. 11, são explícitos quanto a isso: “como em outros campos da Biologia Evolutiva, a [psicologia evolucionista] assume que o nível fundamental, mas não único, em que a seleção opera é o nível dos genes” (p. 330). Eles rebatem as críticas feitas a esta teoria com base na relevância que teriam fatores epigenéticos, como o ambiente e a cultura, na explicação do comportamento humano.

Por trás dessa discussão reencontramos, justamente, diferentes concepções de cultura e do seu papel não somente como causa próxima, mas também como causa última do comportamento humano.

A despeito das diferenças entre os vários programas atualmente voltados para explicar a evolução humana em termos darwinistas (que se revelam nos planos conceitual, metodológico etc.), essa empreitada ambiciosa requer uma atitude pluralista, sem dogmatismos e preconceitos, que promova um somatório de esforços, e que aproxime diferentes áreas do conhecimento, em especial a biologia e as ciências sociais. Este livro pretende ser um exemplo dessa atitude.

6 Ética evolucionista

O capítulo sobre ética evolucionista, escrito por Rosas, tem como objeto, nas palavras do seu autor, “o projeto científico de proporcionar uma *explicação* selecionista ou adaptacionista do comportamento moral e de seus mecanismos subjacentes” (p. 637). O modo mesmo como ele apresenta o seu interesse pelos detalhes desse projeto explicativo e seu propósito de seguir “critérios internos” a ele conduz à pergunta acerca do lugar que

ocupa uma tal investigação em um empreendimento, como o deste livro, que se propõe como fundamentalmente *filosófico*.

É importante, em primeiro lugar, deixar claro que o trabalho de Rosas tem um caráter teórico, não devendo ser confundido com uma temática aplicada, em bioética por exemplo. Tampouco ele explora o que, tipicamente, interessa aos filósofos nesse projeto de uma *ética evolucionista*, a saber: as suas implicações metaéticas para o problema da justificação das regras morais, de um lado, e metafísicas, de outro lado, relativas ao problema da objetividade da moral, da liberdade e do determinismo. Rosas é explícito em dizer que não pretende abordar o que se reconheceria, de imediato, como “problemas tipicamente filosóficos” (p. 637) no domínio da ética. No entanto, como filósofo que é, sente-se obrigado a defender o tipo de investigação que privilegia, o que o envolve, logo no início do cap. 13 (texto H), com uma discussão a respeito das relações entre um empreendimento *prima facie* científico e um empreendimento filosófico.

Nesse contexto, ele tematiza a relação entre justificação (no caso, das regras morais) e explicação (no caso, evolutiva e psicológica) dessas regras. Para evitar a regressão ao infinito da cadeia de justificação — apelando-se, a cada etapa da cadeia, para novas crenças morais, mais básicas, que funcionem como pontos de apoio para justificar as crenças morais em destaque —, há que se fazer, em algum momento, uma parada. Uma possibilidade é apelar “... para temas que, embora relevantes para o princípio moral em questão, não precisam ser eles mesmos critérios morais” (p. 638). Esses temas explicativos referem-se a “aspectos da realidade” estudados por alguma ciência e considerados relevantes por quem busca uma justificação. Este procedimento, Rosas deixa claro, não oferece uma justificação *moral*, pelo menos como é entendida tradicionalmente. Entretanto, admitindo-se uma teoria coerentista da justificação, não é assim tão clara a separação entre justificar e explicar: “A coerência de nossas convicções morais básicas com os fatos relevantes estabelecidos por essas ciências dá à explicação um caráter de justificação” (p. 638).

Os que aderem a uma “cosmovisão naturalista” (p. 638), como Rosas, apelam para fatos ou teorias estudadas por alguma ciência e, desse modo, fecham a cadeia de justificação/explicação. É claro que toda parada é sempre provisória, mesmo em filosofia, e as crenças envolvidas, derogáveis: “Justificação e explicação revelam-se, então, como parte do mesmo discurso, e não cabe pensar em termos de uma contraposição entre ambas” (p. 638).

Essa concepção coerentista da justificação é uma maneira de promover, portanto, uma aproximação entre os empreendimentos filosófico e científico, no domínio da ética pelo menos. Dado o gosto que o filósofo tem pela especulação e o seu treinamento em confrontar diferentes abordagens e hipóteses — sem o açoitamento em buscar uma resolução a qualquer preço apelando, por exemplo, para alguma evidência empírica supostamente incontestável —, ele pode contribuir para um projeto evolucionista nesse domínio:

... quando se trata de explicações científicas de fenômenos complexos, como é o caso da moral, é preciso ter um certo gosto pela especulação e uma disposição a arriscar concepções tendo por base uma evidência fragmentada e frugal. De certo modo, os filósofos recebem um treinamento que se adapta, ou talvez se “exapta”, para estes casos (p. 639).

Rosas acentua, nesse contexto, a importância do senso comum para a prática filosófica, e como pode contribuir para as etapas iniciais da investigação científica em um novo campo, onde faltam tanto evidências empíricas quanto teorias amplamente aceitas. As hipóteses que são geradas com base no senso comum têm, frequentemente, um papel crucial para orientar as investigações nessa fase, incluindo a coleta de evidências.

Deixando de lado essa discussão metafilosófica, Rosas trata, neste que é o último capítulo do livro, do tema da evolução da cooperação, que é igualmente objeto do cap. 12. Abrantes e Almeida o exploram no âmbito da teoria da dupla herança, ao passo que Rosas enfatiza as contribuições da teoria dos jogos e dos experimentos, tanto em psicologia quanto em economia, a respeito de estratégias de cooperação e de deserção. Ele argumenta que é falsa a perspectiva de que um comportamento cooperativo sempre busca, no fundo, vantagens pessoais para aquele que coopera, o que poderia ser visto, em uma leitura rasa, como uma implicação necessária da teoria darwinista.

Por outro lado, Rosas enfatiza a necessidade de se abordar os mecanismos psicológicos subjacentes aos comportamentos observados nesses jogos, bem como a importância da atribuição de intenções aos seus participantes e de juízos a respeito de sua reputação. Para ele, é insuficiente tentar compreender os fenômenos cooperativos a partir, exclusivamente, dos comportamentos observados e de suas implicações para a aptidão biológica dos indivíduos, dadas as circunstâncias ambientais.²⁵ Não há como se furta a uma investigação dos processos psicológicos complexos envolvidos nas atribuições de estados mentais, o que pressupõe determinadas capacidades que podem ser exclusivas aos humanos, ou seja, que não estariam presentes em outros animais, ao menos em sua forma mais desenvolvida. Esta também é uma postura adotada por Abrantes & Almeida quando discutem, em sua contribuição para este livro, a evolução da capacidade para a leitura de mentes (*mindreading*). Esse enfoque pode ser confrontado com aquele que Martínez-Contreras privilegia no cap. 10 (texto G), de que falamos acima.

7 Filósofos e biólogos

O presente livro é resultado de um esforço conjunto de filósofos e de biólogos. Não é comum, entretanto, o reconhecimento por parte de cientistas, sobretudo no campo das ciências naturais, da importância da filosofia para o seu trabalho e, reciprocamente, por parte dos filósofos, da relevância dos produtos da atividade científica.

²⁵Cabe aqui uma comparação com a abordagem da ecologia comportamental, mencionada anteriormente.

A situação atual em biologia parece ser peculiar, contudo. Gould, em seu último livro, nos dá um depoimento incisivo a respeito da relevância do intercâmbio com filósofos para o seu próprio trabalho. O trecho, embora longo, merece ser citado na íntegra:

... Eu me arriscaria a dizer que historiadores do futuro possivelmente julgarão as numerosas colaborações seminais (e publicadas) entre biólogos evolutivos e filósofos profissionais da ciência como o aspecto operacional mais informativo, e pouco usual, da reconstrução da teoria evolutiva no final do séc. XX. Cientistas envolvidos em pesquisa tendem a ser um grupo pouco cultivado, tendo à frente os biólogos que trabalham com organismos (já que nós trabalhamos com 'coisas grandes' que podemos ver e compreender em nossa própria escala. Assim, supomos que podemos nos dar o luxo de ser mais puramente empíricos em nossa confiança na observação 'direta' e menos preocupados com problemas reconhecidamente conceituais, envolvidos na avaliação de coisas pequenas demais, ou rápidas demais, para que possamos vê-las). A maioria de nós zomba diante da perspectiva de trabalhar com um filósofo profissional, vendo uma tal empresa como sendo, na melhor das hipóteses, uma perda agradável de tempo e, na pior, uma aceitação de que nossa própria clareza turvou-se (no mínimo, com medo de que nossos colegas assim iriam considerar a nossa colaboração interdisciplinar).

Ainda assim, os problemas conceituais colocados por teorias baseadas em causas operando simultaneamente em vários níveis, de efeitos propagados para cima e para baixo, de propriedades emergindo (ou não) nos níveis mais altos, da interação de processos aleatórios e determinísticos, e de influências predizíveis e contingentes, mostraram-se tão complexos, e tão pouco familiares para pessoas treinadas em modelos mais simples de fluxo causal, que nos serviram muito bem por séculos, (...) levando-nos a buscar o auxílio de colegas explicitamente treinados no pensamento rigoroso a respeito desses temas. Beneficiamo-nos com essa modéstia e aprendemos que os pântanos conceituais não necessariamente se resolvem 'automaticamente' só porque uma pessoa inteligente - a saber, uma de nós, treinada como cientista - finalmente decide aplicar ao problema um poder cerebral bruto, ingênuo ... (GOULD, 2002, p. 28).

É clara, nesta passagem, a ênfase no enfrentamento de complicados problemas conceituais no domínio da biologia evolutiva — vários deles tematizados nas seções anteriores —, requerendo um intercâmbio entre diferentes tipos de competência. Indo ao encontro do que afirma Gould, o reconhecimento cada vez maior, por parte dos biólogos, da relevância da seleção no nível de grupo para a explicação de determinados processos

evolutivos é um bom exemplo da contribuição que os filósofos podem dar, desde que as partes envolvidas se disponham a dialogar (GRIFFITHS, 2008).

Do lado dos filósofos, Hull e Ruse fazem uma avaliação análoga à de Gould: “em nenhuma outra área da filosofia da ciência filósofos e cientistas cooperaram tanto quanto o fizeram em filosofia da biologia” (1998, p. 1).

Essa colaboração é favorecida pela postura, de modo geral, naturalista que os filósofos da biologia têm assumido (GRIFFITHS, 2008). Efetivamente, o naturalismo pressupõe haver uma continuidade entre o trabalho filosófico e o científico (tanto no plano teórico quanto metodológico).²⁶

A delimitação entre filosofia e ciência (e, particularmente, entre filosofia da ciência, de um lado, e ciência, de outro) é um tema que suscita bastante polêmica. Poder-se-ia sugerir que as ciências lidam com problemas empíricos e a filosofia com problemas conceituais. Essa delimitação é, contudo, problemática já que pressupõe que a solução de problemas conceituais não depende de evidências empíricas e que, inversamente, os problemas empíricos, para serem resolvidos, não requerem o enfrentamento de questões conceituais. Na verdade, problemas empíricos e conceituais são interdependentes.²⁷

De toda forma, esses dois tipos de problemas, conceituais e empíricos, não permitem delimitar diferentes atividades cognitivas ou áreas de investigação: os cientistas também lidam com problemas conceituais. Várias das discussões que fizemos acima mostram, de forma cabal, que questões metafísicas, epistemológicas, metodológicas e outras surgem na própria atividade científica, por mais que queiram apresentá-las como *puramente* empírica (o depoimento de Gould, acima citado, é bastante eloquente a esse respeito).

Problemas empíricos, por sua vez, podem ser relevantes para os filósofos — e o foram, como mostram vários episódios da história da filosofia —, mesmo que eles não se dediquem, primariamente, a buscar evidências empíricas e a colocar suas teorias à prova nessas bases.

Gonzáles, com base na sua experiência como botânico, aponta no cap. 4 (texto C) (em uma seção com o significativo título “as dissociações”), a necessidade de uma maior colaboração entre biólogos e filósofos na conceituação do que seja uma espécie biológica. O seu depoimento é uma advertência contra os riscos de uma delimitação por demais nítida entre problemas conceituais e problemas empíricos: “... enquanto que o *problema* [da espécie] é mais universal para os filósofos, os biólogos em nosso âmbito se dedicam mais à tarefa de descrever que a de conceptualizar, o que gerou um distanciamento das biologias teórica e empírica” (p. 510).

²⁶Como vimos na nota 3, Hull reconhece, no entanto, que essa colaboração não foi sempre frutífera no passado. Seria instrutivo comparar essa postura naturalista recente — que favorece a colaboração com os biólogos —, com aquela assumida pelos filósofos da biologia mais antigos.

²⁷Laudan (1977) defende uma tese desse tipo no âmbito da filosofia da ciência. A crítica que fez Quine (1961) à distinção entre proposições analíticas e sintéticas abriu caminho, de modo mais amplo, para o naturalismo em epistemologia, que revê o modo como tradicionalmente se distinguiu uma abordagem científica de uma filosófica. Sobre o programa de uma epistemologia naturalizada, ver Abrantes (1998b).

Santilli, no cap. 8 (texto E), salienta, do mesmo modo, o embricamento entre problemas empíricos e conceituais: “Os esforços por sustentar a possibilidade da seleção de grupo, em um enfoque pluralista compatível com o realismo, estão fundados tanto em dados empíricos quanto na análise conceitual (...) O debate sobre unidades de seleção não apenas propiciou o surgimento de novas perguntas, mas também intensificou a discussão biológica-filosófica” (p. 588).

A já mencionada TSD é um outro caso interessante, nesse contexto. Há uma discussão a respeito da cientificidade dessa teoria – o que, normalmente, não está em questão no caso da evo-devo. O *holismo* que ela propõe – ao rejeitar, como vimos, qualquer tipo de prioridade causal aos múltiplos recursos envolvidos em uma cadeia de desenvolvimento, – tornaria a TSD intratável aos métodos científicos, como sugere Godfrey-Smith (2001)? Talvez, a TSD deva ser considerada uma filosofia da natureza não cabendo, no caso, exigir que seja submetida à prova com base em evidências empíricas. Alguns sugerem que o selecionismo gênico (ou seja, o ponto de vista do gene) e a perspectiva adotada pela TSD seriam, ambas, adequadas empiricamente: sua diferença seria somente heurística.

O fato de haver subdeterminação empírica, ou seja, um confronto que não se resolve, pelo menos de imediato, pela simples referência aos fatos, é um bom indicador de que compromissos filosóficos fundamentais, via de regra tácitos, estão em jogo. Explicitar tais compromissos é, então, decisivo para definir as apostas a serem feitas na investigação científica. Waizbort e Porto, no cap. 11, apresentam a crítica da psicologia evolucionista ao chamado “modelo tradicional das ciências sociais” (p. 339), e trata-se de uma tentativa nessa direção, que pode contribuir para superar os obstáculos que impedem um intercâmbio entre diferentes programas de pesquisa, voltados para uma compreensão do caso humano. O capítulo escrito por Sepúlveda et al. sobre os vários tipos de adaptacionismo e o escrito por Martínez-Bohórquez e Andrade, sobre a dicotomia entre pensamento tipológico e populacional, também exemplificam esse tipo de trabalho, propondo critérios que podem ser utilizados para dirimir disputas que se assentam em diferenças nos compromissos filosóficos adotados. O mesmo tipo de atividade filosófica pode ser verificada em maior ou menor grau em todos os capítulos desse livro.

A contribuição de Chediak para este livro ilustra uma outra direção no relacionamento entre biologia e filosofia. Ela indica como a filósofa Ruth Millikan, por exemplo, forjou o conceito de *função própria* a partir dos recursos conceituais da ciência biológica, com a finalidade de abordar problemas tradicionais em filosofia — no caso, em filosofia da linguagem e em epistemologia. Embora essa dimensão do trabalho de Millikan fuja ao escopo do capítulo de Chediak para este livro, queremos destacá-lo nesta *Introdução* por se tratar de um caso notável de exportação de conceitos da biologia para a filosofia, com resultados bastante promissores.²⁸

Vimos que o capítulo de Rosas sobre ética evolucionista exemplifica, igualmente,

²⁸Para um outro exemplo do empréstimo de conceitos biológicos para lidar com problemas filosóficos, ver Abrantes e El-Hani (2009).

esse tipo de intercâmbio entre biologia e filosofia, que se revela nos trabalhos de tantos filósofos contemporâneos que assumem uma postura naturalista.²⁹ Essa postura também é clara no tratamento que Martínez-Contreras propõe para o estudo da cultura em várias espécies animais.³⁰

Esperamos ter contribuído nesta introdução para indicar o caráter multifacetado da investigação filosófica contemporânea acerca da biologia, e suas relações com o trabalho científico, não somente nas ciências biológicas mas também em áreas como a psicologia e as ciências sociais. Certamente, a leitura dos vários capítulos tornará ainda mais rico esse quadro de interrelações e permitirá um tratamento aprofundado dos principais tópicos filosóficos, hoje, em debate, fornecendo um rico material para a pesquisa realizada em diferentes áreas.

Referências bibliográficas

- ABRANTES, P. *Imagens de natureza, imagens de ciência*. RJ: EdUERJ, 2016. Segunda ed.
- ABRANTES, P. Naturalismo epistemológico: apresentação. *Cadernos de História e Filosofia da Ciência*, v. 8, n. 2, p. 7-26, jul./dez. 1998b.
- ABRANTES, P. Problemas metodológicos em historiografia da ciência. In: WALDOMIRO, J. (Ed.). *Epistemologia e ensino de ciências*. Salvador: Arcadia, 2002. p. 51-91.
- ABRANTES, P. O programa de uma epistemologia evolutiva. *Revista de Filosofia*, v. 16, n.18, p. 11-55, jan./jun. 2004. [Tradução em]: ABRANTES, P. El programa de una epistemología evolucionista. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 121-179.
- ABRANTES, P. A psicologia de senso comum em cenários para a evolução da mente humana. *Manuscrito*, v. 29, n. 1, p. 185-257, jan./jun. 2006a.
- ABRANTES, P. Imagens de natureza, de ciência, e educação: o caso da Revolução Francesa. In: STEIN, S.; KUIAVA, E. (Org.). *Linguagem, ciência e valores: sobre as representações humanas do mundo*. Caxias do Sul: EDUCS, 2006b. p. 11-58.
- ABRANTES, P. Aspectos metodológicos da recepção da teoria de Darwin. *Ciência & Ambiente*, n. 36, p. 37-56, jan./jun. 2008.
- ABRANTES, P. Natureza e Cultura. In: Abrantes (org.) *Ciência & Ambiente*, n. 48, jan./jun. 2014, p. 7-21.

²⁹Para citar somente alguns, eu destacaria vários trabalhos de Dretske, de Papineau e de Millikan que, embora adotem perspectivas muito diferentes, têm em comum os empréstimos conceituais feitos à biologia.

³⁰Os colaboradores deste livro não são responsáveis pelas interpretações do seu trabalho feitas nesta *Introdução*.

ABRANTES, P.; EL-HANI, C. N. Gould, Hull, and the individuation of scientific theories. *Foundations of Science*, v. 14, n. 4, p. 295-313, Nov. 2009.

AYALA, F. J.; DOBZHANSKY, T. *Studies in the philosophy of biology: reduction and related problems*. Berkeley: University of California, 1974. Edição em espanhol de 1983.

BOYD, R.; GASPER, P.; TROUT, J. (Ed.). *The philosophy of science*. Cambridge: MIT Press, 1991.

CAMPBELL, D. T. Evolutionary epistemology. In: SCHILPP, P. A. (Ed.). *The philosophy of Karl Popper*. LaSalle: Open Court, 1977. p. 413-463. v. 1.

CHEDIAK, K. *Filosofia da biologia*. Rio de Janeiro: Zahar, 2008.

CZIKO, G. *Without miracles: universal selection theory and the second Darwinian revolution*. Cambridge: MIT Press, 1995.

DAWKINS, R. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1989. Publicado originalmente em 1976.

DAWKINS, R. Universal darwinism. In: HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 15-37.

DENNETT, D. C. *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*. New York: Simon & Schuster, 1995.

GAYON, J. Philosophy of biology: an historical-critical characterization. In: GAYON, J.; BRENNER, A. *French studies in the philosophy of science: contemporary research in France*. New York: Springer, 2009. p. 201-212

GODFREY-SMITH, P. *Complexity and the function of mind in nature*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

GODFREY-SMITH, P. On the status and explanatory structure of developmental systems theory. In: OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001. p. 283-297.

GODFREY-SMITH, P. *Darwinian populations and natural selection*. Oxford: Oxford University Press, 2009.

GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2002.

GRENE, M. La philosophie de la biologie dans les pays anglophones. *Annales d'Histoire et de Philosophie du Vivant*, v. 2, p. 9-14, 1999.

GRIFFITHS, P. David Hull's natural philosophy of science. *Biology and Philosophy*, v. 15, n. 3, p. 301-310, Jun. 2000.

GRIFFITHS, P. Philosophy of biology. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2008. Disponível em: <<http://plato.stanford.edu/entries/biology-philosophy>>. Acesso em: 30 maio 2010.

GRIFFITHS, P.; GRAY, R. Developmental systems and evolutionary explanation. In: HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 117-145.

HULL, D. L. What philosophy of biology is not. *Synthese*, v. 20, n. 2, p. 157-184, Aug. 1969.

HULL, D. L. Contemporary systematic philosophies. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 2nd ed. Cambridge: MIT Press, 1994. Publicado originalmente em 1970.

HULL, D. L. *Filosofia da ciência biológica*. Rio de Janeiro: Zahar, 1975.

HULL, D. L. *Science and selection: essays on biological evolution and the philosophy of science*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.

HULL, D. The history of the philosophy of biology. In: RUSE, M. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 11-33.

HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1988.

JABLONKA, E.; LAMB, M. J. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2006.

KITCHER, P. *Vaulting ambition: sociobiology and the quest for human nature*. Cambridge: MIT Press, 1985.

KROHS, U. Philosophies of particular biological research programs. *Biological Theory*, v. 1, n. 2, p. 182-187, 2006.

LALAND, K. N. Extending the extended phenotype. *Biology and Philosophy*, v. 19, n. 3, p. 313-325, Jun. 2004.

LALAND, K. N.; BROWN, G. R. *Sense and nonsense: evolutionary perspectives on human behaviour*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

LAKATOS, I. Falsification and the methodology of scientific research programmes. In: LAKATOS, I. *The methodology of scientific research programmes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1978. p. 8-101. (Philosophical Papers, v.1).

LAUDAN, L. *Progress and its problems: toward a theory of scientific growth*. Berkeley: University of California, 1977.

LEWONTIN, R. C. *A tripla hélice: gene, organismo e ambiente*. São Paulo: Companhia das Letras, 2002.

MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press, 1982.

OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.

PLOTKIN, H. C. *Darwin machines and the nature of knowledge*. Cambridge: Harvard University Press, 1997.

QUINE, W.V. Two dogmas of empiricism. In: QUINE, W. V. *From a logical point of view*. Cambridge: Harvard University Press, 1961.

RUSE, M. *The philosophy of biology*. London: Hutchinson, 1973.

SEGERSTRÅLE, U. *Defenders of truth: the battle for science in the sociobiology debate and beyond*. Oxford: Oxford University Press, 2000.

SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993. Publicado originalmente em 1984.

SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 2nd ed. Cambridge: MIT Press, 1994. Publicado originalmente em 1984.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. 2nd ed. Boulder: Westview Press, 2000. Publicado originalmente em 1993

SPERBER, D. *Explaining culture: a naturalistic approach*. Oxford: Blackwell, 1996.

STERELNY, K.; GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: The Chicago University Press, 1999.

WILLIAMS, G. Excerpts from adaptation and natural selection. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 2nd ed. Cambridge: MIT Press, 1994. p. 121-141.

WILSON, D. S.; SOBER, E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 17, n. 4, p. 585-654, Dec. 1994.

WIMSATT, W. C. *Re-engineering philosophy for limited beings: piecewise approximations to reality*. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

REDUCCIONISMO EN BIOLOGÍA: UNA TOMOGRAFÍA DE LA RELACIÓN BIOLOGÍA-SOCIEDAD

Sergio F. Martínez*

1 Introducción

El tema del reduccionismo se asocia con discusiones de muy diverso tipo que pueden encontrarse a todo lo largo y lo ancho de la historia de la ciencia y la filosofía de la ciencia. Pueden distinguirse varios tipos de propuestas respecto a lo que es el reduccionismo. Usualmente en filosofía de la ciencia se distingue entre tres tipos de propuestas diferentes. Por un lado se habla del reduccionismo como una tesis metafísica, por otro como una tesis sobre la naturaleza de las explicaciones científicas y en tercer lugar se habla del reduccionismo como un programa de investigación. Estos tres tipos de tesis se relacionan entre sí de manera estrecha, pero es útil distinguirlos inicialmente para poder entender aspectos importantes de las discusiones sobre el tema del reduccionismo.

El reduccionismo se entiende como una *tesis metafísica* de varias maneras, pero para nosotros es suficiente entender este sentido de reduccionismo como intentos por desarrollar la tesis fisicalista según la cual todos los hechos están fijados por los hechos físicos (algo que muchas veces se le conoce como relación de superveniencia). Más en general, la idea es que los hechos de los que trata la ciencia son de un mismo tipo, o por lo menos pueden descomponerse en hechos de un mismo tipo.¹

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto A.

¹ Esta manera de caracterizar la tesis metafísica es muy escueta, pero suficiente para nuestros propósitos, dado que lo que nos va a interesar es como ciertas versiones de la tesis entran a formar parte de otras versiones de la tesis reduccionista, lo que ha llevado a muchos filósofos a sugerir que la elaboración de

En otras discusiones el reduccionismo se entiende como una *tesis sobre la naturaleza de las explicaciones científicas*. Hay varias maneras de formular este tipo de tesis. De acuerdo a una tesis desarrollada por el empirismo lógico de mediados del siglo XX las explicaciones científicas son argumentos. Una versión muy famosa de este modelo de explicación es el modelo ND desarrollado sobre todo por Hempel y Nagel. Una explicación ND es un argumento deductivo en el que las premisas incluyen por lo menos una ley universal y la conclusión es lo que se quiere explicar (el explanandum). De acuerdo al empirismo lógico las explicaciones utilizadas en las diversas disciplinas científicas tendrían que poder reformularse como explicaciones ND. Por ejemplo, las explicaciones funcionales (el tipo de explicación que apela al poder explicativo que tiene, por ejemplo, la función de un órgano o de un dispositivo) tan utilizadas en las ciencias sociales y la biología deberían de poder reformularse como derivaciones a partir de leyes generales. En biología evolucionista, por lo menos usualmente, se entiende que esto implica que se hace referencia a tipos de cosas que son el producto de una etiología evolucionista, y entonces se presenta el desafío de cómo reformular la explicación en términos de leyes y condiciones iniciales como lo requiere el modelo ND. Dentro de este marco de ideas se desarrolló una versión muy influyente del reduccionismo explicativo según la cual cualquier explicación en la ciencia tiene que poder reformularse como una explicación nomológico-deductiva (ND). Ernest Nagel escribió varios trabajos en los que trataba de llevar a cabo tal proyecto (en particular NAGEL, 1979). Este tipo de reformulación tendría que llevarse a cabo con todas aquellas explicaciones que consideramos deberían contar como “científicas”. Hempel por su parte escribió diversos textos tratando de hacer ver como las explicaciones utilizadas en la historia pueden reformularse como explicaciones ND, y por lo tanto pueden, en esa medida, ser consideradas científicas. Tanto Hempel como Nagel consideraban que en general, toda explicación en la ciencia podía, en última instancia, analizarse en términos del modelo de explicación ND. Esto sirvió de base a una formulación precisa de un programa reduccionista en la medida que permitía establecer los criterios que debería satisfacer cualquier relación de reducción entre dos teorías. Una teoría se reducía a otra en la medida que los términos teóricos de la primera eran definibles y sus leyes derivables, en la segunda.

Por diferentes razones las propuestas del empirismo lógico ya no son consideradas satisfactorias. Y en la medida que se han propuesto otras se han desarrollado formas alternativas de modelar la reducción como una relación entre teorías. Pero quizás el tipo de reduccionismo explicativo más conocido y más desarrollado como alternativa a las propuestas lógico-empiristas está asociado con el mecanicismo entendido como un modelo explicativo. Hay dos versiones del mecanicismo como modelo explicativo. Ambas versiones pueden encontrarse en Descartes ya sugeridas (implícitamente) en

esta tesis metafísica es el núcleo de la discusión sobre reduccionismo. Por razones que quedan claras adelante nosotros pensamos que esto no es el caso. La tesis metafísica no es independiente de la manera como entendemos otras tesis reduccionistas.

discusiones de la tesis del “hombre-máquina”. En su primera versión el mecanicismo consiste en la idea que las leyes que rigen la relación parte-todo de los mecanismos, que Descartes identificaba con las leyes de la física, podían explicar las propiedades de todas las cosas materiales, incluyendo los seres vivos.

Así, en la medida que los fenómenos empíricos se considera que son el producto de diversos mecanismos explicables por las leyes de la física, una manera de entender el mecanicismo es como una propuesta de reducción de los fenómenos empíricos a las leyes de la física. La famosa tesis de Galileo de que el libro del universo estaba escrito en el lenguaje de las matemáticas también apunta hacia un reduccionismo de este tipo. Es un tipo de reduccionismo asociado con el desarrollo del newtonianismo como modelo explicativo y en particular, con la idea de que la ciencia trata en última instancia de identificar las leyes universales que describen los procesos del mundo. El modelo nomológico deductivo (ND) de las explicaciones puede verse como una continuación de esta idea.

Desde Descartes, sin embargo, esta idea se confunde y se promueve al mismo tiempo que la idea mecanicista de que los diferentes sistemas del mundo son mecanismos-máquinas que sólo difieren en su complejidad. Desde esta perspectiva los fenómenos del mundo son el resultado de procesos de interacción entre esos mecanismos. A este tipo de mecanicismo le podemos llamar fenoménico. Desde un punto de vista epistémico la propuesta nomológica-mecanicista y la fenoménica-mecanicista son independientes; podría o no haber leyes universales y de todas maneras podría ser que pudiéramos entender todo fenómeno como una interacción compleja de mecanismo-máquinas, cada uno de los cuales está compuesto de partes cuyo funcionamiento explica el comportamiento del todo. El mecanicismo nomológico ha sido muy importante en el desarrollo de la física teórica, y sobre todo en el desarrollo de la idea de que la física puede darnos una *teoría de todo*. Mientras que la idea mecanicista ha sido muy importante en el desarrollo de la ciencia experimental.

Harvey en sus famosos trabajos sobre la circulación de la sangre comparaba el sistema circulatorio con un sistema de tuberías y al corazón con una bomba que hacía circular la sangre. El funcionamiento de un organismo vivo desde esta perspectiva se entiende como un mecanismo complejo hecho de partes que en última instancia obedecen a leyes mecánicas. Esta es la base sobre la cual se inicia la fisiología experimental.

Otra manera usual de entender el reduccionismo es como un *programa de investigación*. Desde esta perspectiva el reduccionismo es un proyecto por entender la ciencia como un tipo distintivo de actividad o conocimiento, y por lo tanto busca dar cuenta de la manera como la ciencia se articula en unidades epistémicas que deben de ser el foco del análisis filosófico. Usualmente estas unidades se asume que son teorías, pero pueden ser también prácticas o tradiciones. En mayor o menor grado, dependiendo como se entiendan estas unidades y en particular como se entienda lo que es una teoría o una práctica este tipo de reduccionismo va a ir acompañado de supuestos ontológicos que

no pueden entenderse desde la perspectiva de un reduccionismo metafísico centrado en el fisicalismo. En Carnap, por ejemplo, el reduccionismo se pensaba como un programa dirigido a dar cuenta de la unidad de la ciencia a través de la aceptación de un lenguaje fisicalista como lenguaje universal de la misma; el lenguaje fisicalista era aquel en el que todo conocimiento científico debería de formularse. Carnap intenta mostrar en un famoso artículo de 1932 cómo incluso todo enunciado psicológico podía ser formulado en ese lenguaje (CARNAP, 1932). Una serie de objeciones al proyecto de Carnap hicieron que ese proyecto se abandonara.

Utilizando la distinción de Frege entre sentido y referencia, varios autores han propuesto (a partir de los años cincuenta del siglo pasado) reformular el programa reduccionista como un programa basado en la idea de que la ciencia comparte referentes, aunque esa referencia se haga a través de oraciones que tienen significados diferentes. Por ejemplo, el dolor puede verse como idéntico con el proceso neuronal de la activación de fibras C si resulta que de hecho diferentes expresiones que se refieren al dolor se refieren al mismo tipo de proceso o hecho. En un libro reciente, Bickle sugiere que las neurociencias contemporáneas se guían por un programa reduccionista en tanto que sólo explicaciones a nivel molecular son realmente explicativas (BICKLE, 2003). En el caso de Bickle, como en el caso de muchos otros reduccionistas, el reduccionismo como programa de investigación viene asociado con un reduccionismo explicativo que articula una tesis metafísica con el programa de investigación.

Si como algunos autores hoy en día sostienen, diversas explicaciones científicas, y en particular en la biología, no pueden entenderse como explicaciones cuyo poder explicativo proviene de la posibilidad de derivar lo que se quiere explicar de leyes universales, entonces el programa reduccionista tiene que hacerse depender de algún otro tipo de ontología que lo sustente. Esto es, si las explicaciones a nivel molecular no se distinguen ontológicamente por su derivación de leyes universales (propias del nivel molecular), entonces se requiere alguna forma de identificar las explicaciones genuinas y esto requiere supuestos ontológicos de algún tipo. Usualmente este otro tipo de ontología es alguna propuesta respecto a la ubicuidad y capacidad explicativa de mecanismos.

1.1 Mecanismos fenoménicos, o qué es un reloj?

Esclarecer una propuesta de lo que es un programa mecanicista que no descansa en el poder explicativo de leyes irrestrictas, a lo que llamaremos mecanicismo fenoménico no es, sin embargo, fácil de articular. ¿Cómo podemos caracterizar un mecanismo de una manera suficientemente general, sin apelar a leyes irrestrictas (universales), de tal forma que se pueda dar cuenta de las explicaciones en diferentes tipos de ciencia como sustentadas en mecanismos? A primera vista puede parecer obvio. Nótese que este tipo de reduccionismo implícitamente requiere que la tesis metafísica de fondo ya no consista

en la reducción a hechos físicos sin más, sino que la reducción se entiende tiene lugar respecto a “mecanismos”. Desde Descartes se ha pensado que un mecanismo puede caracterizarse por principios de organización espacial. La idea es que un mecanismo tiene partes que se mueven de manera coordinada en un espacio confinado, y que esas partes tienen la capacidad de mantener esa organización espacial a través del tiempo. Un reloj tradicional mecánico es un ejemplo de mecanismo en ese sentido. Pero para empezar, no es claro que un reloj tenga que ser un reloj “tradicional mecánico”, y por lo tanto, no es claro como podemos establecer criterios suficientemente generales como para sustentar el poder explicativo de un mecanismo al que le atribuimos la función de decirnos la hora a partir del supuesto de organización espacial (sin asumir leyes universales que sustentaría en último término ese poder explicativo).

Es posible que un reloj funcione con partes que van en un satélite alrededor de la luna y otras en un satélite alrededor de la Tierra. Este es un “mecanismo” posible, pero en este caso no se cumple el requisito de coordinación espacial. Por supuesto en este caso particular sería fácil modificar lo que entendemos por organización espacial de manera tal que podamos explicar el mecanismo en cuestión como sustentado en organización espacial. Por ejemplo, las partes alrededor de la luna por un lado y las partes alrededor de la Tierra por el otro cumplen el requisito de organización espacial. Pero lo difícil es formular principios que den cuenta de la diversa variedad de situaciones que parecen alejarse de casos paradigmáticos como “un reloj tradicional”. La manera como modificaríamos la idea de organización espacial en el caso anterior no es la misma como la tendríamos que modificar si pensamos en un reloj en el que las partes son la sombra de un poste y un dial construido en el piso. Pero si no hay una manera de entender organización espacial que no dependa de determinaciones de contextos específicos entonces de alguna manera esos contextos específicos tienen que contribuir al poder explicativo, y explicar cómo tiene esto lugar, es decir, explicar como este “contextualismo” es parte de la manera en la que está hecho el mundo, no es una tarea trivial. En el ejemplo anterior una alternativa es decir que hay relojes que no son mecanismo, y que un reloj como un reloj de sol no es un mecanismo. Pero ¿cómo hacemos la distinción entre reloj-mecanismo y reloj-no-mecanismo? ¿Un reloj de arena es un mecanismo? Parece ser que responder a esta pregunta nos mete en un círculo vicioso ya que requiere que dispongamos de un principio general como el que dice que un mecanismo puede caracterizarse por la organización espacial de sus partes.

Otra alternativa es empezar por caracterizar lo que entendemos por reloj, para luego caracterizar un subconjunto de tales relojes como “mecánicos”. La idea usual es que un reloj está caracterizado por su función: decir la hora. Caracterizar un reloj por su función (decirnos la hora) es un buen principio, pero no puede ser todo. Los japoneses adaptaron los mecanismos de relojes tradicionales europeos del siglo XVI a un mecanismo-reloj que marcaba las horas de acuerdo a la costumbre japonesa. Para los japoneses habían 6 unidades de tiempo (horas) entre el amanecer y el atardecer, por lo que las horas eran

mas o menos cortas dependiendo de la estación del año. ¿Eso cuenta como un reloj? No veo por qué no. Si bien el ejemplo muestra que lo que entendemos como la función del reloj depende de un contexto cultural. Esto apunta a un problema general, no es fácil determinar cuál es la función de un dispositivo, y puede argüirse que un dispositivo no tiene una función que pueda asociársele de forma unívoca.

Finalmente, otro problema para sustentar la fuerza explicativa de un mecanismo en un cierto tipo de organización propio de lo que debemos entender por mecanismo es que no es obvio que los diferentes sentidos en los que se habla de mecanismos en geología, neurociencias y teoría de la evolución, por ejemplo, puedan caracterizarse como casos particulares de un mismo concepto de mecanismo. Un ejemplo del tipo de mecanismos utilizados como parte central de explicaciones en las neurociencias es el siguiente. Para explicar la liberación de neurotransmisores se muestra que la despolarización abre canales de Ca^{2+} , y que eso permite que Ca^{2+} se difunda en la célula y que vesículos se peguen a la membrana y formen cierto tipo de complejos, etcétera. Por otro lado, en la geología se habla de mecanismos de movimientos de placas tectónicas, y en la teoría de la evolución se habla de la selección natural como mecanismo.

Estas son cosas muy diferentes, y no es claro que estamos hablando de lo mismo cuando usamos el término mecanismo en esos diferentes usos. Esto sugeriría que el concepto de mecanismo no es un concepto suficientemente estable (a menos que demos cuenta de cómo el contexto de uso juega un papel en estabilizar ese concepto) como para dar cuenta del poder explicativo de las explicaciones mecanicistas.

Ahora bien, uno puede aceptar todo lo anterior, y en particular aceptar que diferentes usos del término mecanismo pueden ser de hecho muy diferentes si el punto de apoyo de las explicaciones mecanicistas no lo pretendemos encontrar en una supuesta caracterización de la organización de mecanismos sino que consideramos que todo lo que estamos haciendo es describiendo relaciones de causa y efecto de muy diverso tipo. Pero en ese caso el término mecanismo está siendo usado meramente como una manera de hablar de complejas interrelaciones de causa-efecto.

El punto es que hablar de mecanismos como algo más que una mera descripción de relaciones causa-efecto sugiere que la manera como están organizados los diferentes componentes que juegan un papel en la explicación de un proceso causal juega un papel indispensable en la explicación. Pero cómo podemos dar cuenta del papel de la organización de las partes como algo más que la suma de relaciones causa-efecto de las partes es problemático². Por otro lado, si para evitarnos confrontar ese problema decimos que las explicaciones son meras descripciones de relaciones causa efecto, entonces parece que perdemos de vista la importancia de la organización de las partes y su relación con la función de mecanismos específicos, algo que parece es crucial en muchas explicaciones que apelan a mecanismos.

Otra dificultad para un programa reduccionista mecanicista surge del reconocimiento

² En Brandon (1985).

de que las propiedades mentales, o las funciones biológicas, por ejemplo, no pueden identificarse con propiedades físicas: porque esas propiedades y funciones pueden ser realizadas de diferentes maneras. En general, se llega a reconocer que hay diversas formas en las que una configuración de estados o procesos físicos puede resultar en un proceso descrito por una teoría no física; por lo tanto, el programa reduccionista parece perder su orientación epistémica (por lo menos en tanto que se pierde de vista la manera en la que el reduccionismo nos ayudaría a entender a la ciencia como describiendo un mundo constituido por una serie de mecanismos interconectados.

2 Reduccionismo y unidad de la ciencia

Hay muchas maneras diferentes en las que un programa reduccionista puede superar las dificultades arriba mencionadas. El único punto importante para nosotros es dejar claro que las tres diferentes propuestas tradicionales acerca de lo que es el reduccionismo están íntimamente ligadas y dependen del supuesto de que la ciencia tiene una unidad. Esta unidad es la expresión de la base objetiva que intentan capturar las diferentes propuestas reduccionistas desde diferentes perspectivas.

El mecanicismo fenoménico y el mecanicismo nomológico son dos maneras de caracterizar la ontología básica sobre la que descansa todo conocimiento científico. Como ya lo hemos mencionado el reduccionismo explicativo y el metafísico no son dos proyectos desligados sino mas bien dos maneras de ver un programa reduccionista. Un ejemplo histórico instructivo de cómo un programa reduccionista se relaciona con tesis metafísicas es la discusión entre Neurath y Carnap respecto al origen de la objetividad de la ciencia. . La objetividad de la ciencia para Neurath provenía de la capacidad del lenguaje natural de sustentar la objetividad de todo tipo de conocimiento.³ Los lenguajes científicos pueden y deben verse según Neurath como dialectos especializados, pero dialectos cuyo sustento objetivo proviene en última instancia del lenguaje ordinario, no de su traducción a un modo formal; es el lenguaje ordinario lo que da el sustento objetivo que se requiere para dar cuenta de la objetividad del conocimiento científico. Para Carnap, por el contrario, la objetividad de la ciencia descansaba en última instancia en una estructura lógica subyacente a las teorías y al lenguaje ordinario, una estructura que le da apoyo objetivo a las leyes universales de las que las leyes restringidas que describen los fenómenos en un laboratorio o en muchas aplicaciones científicas son casos especiales.

No es pues sorprendente que la discusión sobre reduccionismo avanzó bastante una vez que se empezaron a hacer distinciones importantes entre tipos de programas reduccionistas.

³ Véase por ejemplo Neurath (1932) y Carnap (1932).

William Wimsatt ha recalcado la importancia de distinguir dos tipos de reduccionismo que pueden verse como asociados con programas reduccionistas diferentes.⁴ El primer tipo de reduccionismo es el que juega un papel importante en la caracterización de sucesión de teorías. Una reducción en este sentido es una relación entre estructuras teóricas por medio de la cual típicamente una teoría se transforma en otra (utilizando aproximaciones y otro tipo de restricciones no lógicas). Así, por ejemplo, se dice que la teoría especial de la relatividad se reduce a la mecánica clásica en el límite cuando las velocidades son pequeñas (comparadas con la velocidad de la luz). El reduccionismo en este sentido juega un papel regulativo; en la medida que nos da puntos de referencia que nos ayudan a decidir en qué situaciones podemos usar una teoría más simple y en qué casos tenemos que utilizar una teoría más complicada, pero que nos da una mejor aproximación a los fenómenos. Si queremos calcular la órbita de un satélite podemos usar la mecánica clásica si la velocidad del satélite es pequeña y si se dan otras condiciones. Es claro que la relación de reducción de sucesión es asimétrica y no transitiva. No sólo porque el tipo de relaciones de aproximación o similaridad que entran en juego no necesariamente se extienden más allá de la relación en cuestión, sino porque las relaciones en cuestión se dan siempre respecto a un tipo de modelos o un tipo de aplicaciones. Por ejemplo, se habla de que la genética molecular es una teoría que está en relación de reducción como sucesión respecto de la genética mendeliana. Pero no tiene sentido plantearse si hay una relación de reducción entre la teoría de Darwin de pangénesis y la teoría de Mendel. O en todo caso, esta pregunta sería independiente de la relación de reducción entre la genética mendeliana y la molecular.

El segundo tipo de reduccionismo involucra el uso de identidades y localizaciones de mecanismos causales; los cuales permiten dar cuenta de fenómenos en un nivel mayor de organización, en términos de procesos que tienen lugar en niveles “inferiores” de organización. Este segundo tipo de reduccionismo plantea una reducción como una relación de explicación, *pero explicación ya no se entiende como una explicación ND (o más en general, como una explicación basada en leyes universales) sino como una explicación causal que puede formularse de muy diversas maneras, en término de mecanismos, modelos, leyes no universales, etcétera. Es decir, una relación de reducción ya no tiene que darse entre teorías, puede darse entre modelos, mecanismos, etcétera.* Si por ejemplo identificamos un mismo mecanismo en dos teorías (cuyo papel causal en las diferentes teorías es el mismo) entonces podemos hablar de una reducción entre teorías. Kenneth Waters, por ejemplo, hace ver que lo que él llama el principio generador de diferencia (diferencias en gene causan diferencias en fenotipos) funciona tanto en la genética clásica como en la genética molecular. Así, este principio permite establecer una relación de reducción entre esas teorías.⁵ Pero la reducción no tiene lugar propiamente hablando entre teorías; más bien, lo que establece (por lo menos *prima facie*) es una relación entre mecanismos descritos

⁴ ver por ejemplo Wimsatt (2006).

⁵ Waters (1994).

en diferentes niveles de organización. Los factores mendelianos pueden describirse en los cromosomas a través de la hipótesis de Boveri-Sutton (véase DARDEN, 1991) o por medio de mapeos de ligadura (WIMSATT, 1992) o por una serie de mecanismos propios de la genética molecular. Lo interesante es que mientras más detallados son los mecanismos más se pierde el sentido de hablar de reducción entre “niveles” y en su lugar cada vez más lo que parece ser importante es la caracterización de diferentes tipos de mecanismos o procesos como partes de sistemas complejos.

Así, de nuevo llegamos al mismo punto, conforme avanzamos en el proyecto de identificar la gran variedad de mecanismos que generan los procesos naturales nos alejamos cada vez más de una de las motivaciones centrales del reduccionismo, la idea de que la ciencia tiene una unidad que es epistémicamente significativa. En la medida que se piensa, por ejemplo, que las explicaciones a nivel molecular son fundamentales, entonces tenemos una manera de entender la unidad de la biología, o de las ciencias cognitivas. Pero una vez que recalamos la importancia de la diversidad de mecanismos esta idea de unidad tiende a perderse. Algunos filósofos de la ciencia hoy en día concluyen que la ciencia no está unificada. Pero esto en todo caso requiere de una u otra forma responder a la pregunta de qué hace al conocimiento científico valiosamente diferente del tipo de creencias asociadas con la alquimia y otros sistemas supersticiosos de creencias.

2.1 El problema del reduccionismo a través de la tesis de la unidad de la ciencia y las relaciones parte-todo

Una manera de tratar de caracterizar una idea de unidad de la ciencia, aunque sea más débil que la tradicional, podría hacerse mediante un análisis de la relación parte-todo. Por ejemplo a través de algún tipo de modelo de la relación parte-todo que nos ayude a caracterizar mecanismos como algo más que mera organización espacial y que idealmente nos ayude a entender la unidad de la ciencia. Pero esto se opone a ideas muy extendidas según las cuales la relación parte-todo es reducible a explicaciones en términos de leyes fisicalistas; que por lo tanto las identificaciones que podemos hacer de diferentes mecanismos son simplemente una manera útil o estéticamente llamativa de hacer referencia a leyes de correspondencia (KIM, 2005). Sin embargo, este fisicalismo es difícil de mantener.

Como Wimsatt muestra (en WIMSATT, 2006) las identificaciones en cuestión, en la medida que expresan relaciones parte-todo tienen una capacidad de predicción y explicación que va más allá de lo que pueden darnos una mera lista de correspondencias. Por ejemplo, a través de diferentes modelos de la teoría cromosómica de la herencia se proponen identidades. Éstas tienen una capacidad de predicción que no puede entenderse si no se toma en cuenta que los sistemas en los cuales se dan esos mecanismos les imponen restricciones; mismas que limitan las posibles opciones de relación entre tipos de cosas en diferentes niveles de organización y en esa medida, nos permiten llegar

a explicaciones confiables. En otras palabras, la vieja discusión sobre la irreducibilidad de la relación parte-todo que generalmente se conoce como “holismo” se liga a través de este tipo de discusiones con el tipo de reduccionismo explicativo del que hablábamos anteriormente. Esto sugiere una manera de entender la unidad de la ciencia a través de este tipo de identificaciones locales entre mecanismos.

La ciencia no es un todo unificado a partir de la posibilidad de “reducir” todo proceso a un nivel fundamental. La unificación es provisional y derrotable y se refiere a la integración de procesos complejos que tienden a apoyarse mutuamente en la generación de explicaciones y predicciones exitosas. Hay diferentes propuestas en esta dirección. Carl Craver, por ejemplo, sugiere que la unidad de la ciencia debe entenderse como un mosaico: una diversidad de explicaciones (mecanicistas) diferentes que encajan unas con otras en la medida que contribuyen a entender procesos complejos en diferentes niveles de organización (ver CRAVER, 2007 capítulo 7 en particular). Ideas similares han sido sugeridas por Wimsatt (ver por ejemplo WIMSATT, 2007, parte III), quién recalca que *diferentes teorías y explicaciones muchas veces no pueden reducirse una a la otra en el sentido que no pueden entenderse como reducibles a un nivel fundamental. Más bien, deben verse como recursos complementarios, requeridos para entender un proceso complejo.*⁶ Es esa trama de “reducciones” la que es significativa epistémicamente. Esto es compatible con la “irreducibilidad” del todo respecto a las partes. Esta es una propuesta que requeriría mayor elaboración de la que podemos dar aquí; pero da una idea de hacia dónde podemos orientar la discusión sobre el reduccionismo que vamos a desarrollar adelante.

7

No se trata de dudar que hoy en día el tipo de jerarquía espacial que constituye una célula pueda entenderse en buena medida en términos de física molecular. Mecanismos o fuerzas tales como interacciones débiles, ligamiento de hidrógeno, o transformaciones alostéricas permiten dar cuenta, en gran medida, de las relaciones parte-todo que constituyen jerarquías espaciales distintivas de diferentes células. La cuestión es qué tan completa es esa reducción. Y cómo desarrollar un modelo filosófico de la irreducibilidad en cuestión. Y esta es una discusión abierta importante (WINTHER, 2006) en la que no entraremos.

2.2 Representación y reducción

Como Wimsatt y Sarkar han hecho ver (WIMSATT, 1974, 1986; SARKAR, 1998), cualquier tipo de reducción requiere de *representación*, y cómo se entienden estas representaciones es una discusión importante que muchas veces se deja de lado. Una representación representa a través de aproximaciones y convenciones que, por ejemplo,

⁶ Esta idea débil de unidad es el tipo de unidad que Neurath tenía en mente cuando propuso el proyecto de desarrollar una “Enciclopedia de la ciencia unificada”. Véase por ejemplo el libro de Cartwright et al. (1996).

⁷ Algunos aspectos de esta propuesta se desarrollan en Martínez (2007).

ayudan a delimitar un tipo de sistema bajo ciertos supuestos. *La mera distinción entre un sistema y su entorno es ya parte de una representación* (algo que ha sido recalcado por los promotores de la llamada teoría de los sistemas de desarrollo (DST).⁸ El punto crucial es qué supuestos implícitos en el tipo de representaciones utilizadas presuponen ya una cierta manera de distinguir un sistema de su entorno y por lo tanto, presuponen también una cierta caracterización de las partes en relación al todo. Debido a esto, *la discusión acerca de si un cierto tipo de organización o jerarquía se reduce a través de principios físicos tiene que tomar en cuenta la manera como llegamos a las representaciones de los procesos sobre los que estamos hablando*. Esto es crucial en la medida que no es obvio cómo podemos distinguir organización meramente espacial de organización causal. La organización espacial de una célula no puede entenderse como “instantánea”.⁹ La manera más conspicua en la que entran en la discusión sobre reduccionismo las diferencias entre distintos tipos de organización (y entre organización espacial y temporal en particular) es en el contraste que muchas veces se hace entre estructura y función. Pero es claro que estas diferencias van más allá de ese contraste. Para empezar, organización espacial y temporal (o estructura y función) no pueden verse como tipos naturales fijos; más bien, deben verse como dimensiones de procesos. Esto es crucial a la hora de entender el papel de estos diferentes tipos de organización en procesos de desarrollo biológico. Así, los procesos ontogenéticos no pueden descomponerse simplemente en organización espacial y organización temporal. Esos procesos se caracterizan por una interacción continua entre las partes y los procesos; los que a su vez contribuyen a la generación de nuevas partes y procesos, y todo esto sucede no simplemente en la dirección de un menor nivel de organización a otro mayor.¹⁰

El resurgimiento de la importancia de la herencia epigenética en evolución tiene mucho que ver con esta idea. Maynard-Smith y Szathmary hablan de información que se hereda en ciclos que involucran procesos que tienen lugar entre niveles de mayor organización a menor (y no solo viceversa) como “información holista”. En estos casos, a diferencia de lo que sucede en sistemas de DNA, las partes en un sentido importante no existen independientemente del todo. Otro ejemplo de este tipo de ciclos que involucran información holista es la manera como interacciones entre tejidos en ontogenia explican patrones de expresión de genes.¹¹

En resumen, una vez que abandonamos la idea de que las explicaciones que entran en juego en la discusión sobre reduccionismo son un tipo definido de explicación, y que la objetividad de la ciencia debe entenderse como un tipo definido de objetividad (asociada con alguna tesis fisicalista), entonces los problemas en relación con la caracterización del reduccionismo se multiplican.

⁸ Ver por ejemplo Oyama *et al.* (2001).

⁹ Polanyi (1968).

¹⁰ Laubichler (2009).

¹¹ Sobre este tema ver Hall *et al.* (2004).

A continuación quiero sugerir una manera de ver los diferentes problemas que hemos mencionado como siendo parte de una discusión importante en filosofía de la ciencia respecto al tipo de representaciones que son pertinentes para el planteamiento de una tesis reduccionista. El tema de la representación en la ciencia no se reduce a la idea de representación semántica heredada como fundamental del empirismo lógico. Una discusión respecto a la manera en que se plantea dentro de las comunidades científicas particulares el problema de cómo encarar el futuro de la investigación es también parte de la discusión respecto a cuales son las representaciones pertinentes y por lo tanto respecto a cómo entender la tesis reduccionista. El problema del reduccionismo gira alrededor del problema de caracterizar el tipo de objetividad que distingue a la empresa científica; pero la caracterización de esa objetividad no puede desligarse de la manera como pensamos la relación entre ciencia y sociedad, o si se quiere, entre valores sociales y valor epistémico.

Así, el reduccionismo es útil como parte del desarrollo de estrategias valiosas para la generación de modelos novedosos con capacidad explicativa; así como, para la generación de heurísticas útiles en la predicción y evaluación de propuestas alternativas respecto a cómo avanzar en un tipo de investigación. Wimsatt ha mostrado muy claramente cómo el reduccionismo muchas veces tiene que ver con el desarrollo y calibración de herramientas conceptuales requeridas para generar predicciones exitosas. Como sugerimos adelante, este reduccionismo instrumental y metodológico tiene otras dimensiones importantes; las cuales nos conducen a sugerir que el núcleo importante de la discusión sobre reduccionismo, en sus diferentes vertientes, gira alrededor de la preocupación respecto a cómo plantear el avance de un programa de investigación, o cómo justificar un cambio de programa, dado un cierto ámbito de recursos que pueden reordenarse y un cierto horizonte de valores que se considera deben de guiar el avance de la ciencia.

3 Hacia una caracterización del reduccionismo como laboratorio de ingeniería social de la ciencia

La manera tradicional de entender el problema del reduccionismo toma a las teorías científicas como objeto de estudio y trata de entender las relaciones explicativas entre teorías; a partir de eso intenta desarrollar un mapa de las reducciones posibles entre las diferentes teorías. Esto puede hacerse relacionando leyes o bien estableciendo criterios para relacionar modelos de teorías; pero en todo caso, el reduccionismo se plantea como un problema de la relación entre teorías o modelos cuya objetividad está fuera de discusión. Muchas cosas buenas pueden venir de este tipo de proyecto filosófico. Pero como hemos hecho ver arriba, una vez que dejamos de lado la idea de que las explicaciones científicas son (o no) objetivas independientemente de nuestras represen-

taciones (y expectativas) de procesos; esto es, una vez que dejamos de lado la pretensión de sustentar la objetividad exclusivamente en algún tipo de fisicalismo, la discusión sobre reduccionismo tiene que replantearse.

Si, como decíamos arriba, la distinción entre un sistema y su entorno es ya parte de una representación entonces no es difícil ver en qué sentido podemos decir que una tesis reduccionista involucra la representación de diferentes valores sociales (implícitos en prácticas), y cómo esos valores entran a formar parte de la discusión respecto a cómo hacer ciencia y respecto a lo que debemos considerar como objetivo. Esto nos lleva a la tesis central de este trabajo. A saber, *que la diversidad de discusiones que tienden a asociarse en la práctica científica con la discusión sobre reduccionismo deben verse como ayudándonos a dibujar un mapa de cómo las diferentes prácticas científicas (disciplinas o tradiciones) se entienden como parte del avance de la ciencia. Y que ésta es una buena manera de entender el reduccionismo como programa.*

Este tipo de planteamiento tiene supuestos filosóficos importantes. En primer lugar, se parte de la idea de que la ciencia no tiene una unidad metodológica, ni epistémica ni metafísica de la que podamos partir para dar cuenta de la ciencia como un tipo de actividad sobre la cual puedan darse títulos de propiedad. Esta es una posición que podemos llamar neurathiana. La filosofía de la ciencia sería, de acuerdo a esta idea, un tipo de actividad filosófica dependiente de visiones que van cambiando respecto al lugar de la ciencia en la sociedad. La discusión contemporánea respecto a las maneras en las que las ciencias cognitivas o la biología pueden o deben ser parte de un estudio de la estructura y dinámica social son parte de esa discusión. Pero también son parte de esa discusión lo que usualmente se entiende como “interpretaciones” o formulaciones alternativas de teorías. Veamos algunos ejemplos de cómo esta manera de ver la discusión sobre reduccionismo (y la relación entre diferentes tipos de reduccionismo como parte de un programa reduccionista) puede ayudarnos a poner en una perspectiva filosófica diferente la cuestión del reduccionismo.

4 La discusión sobre reduccionismo en diferentes prácticas científicas

Qué se entiende por reduccionismo en diferentes prácticas científicas depende mucho del tipo de problemas que confronte el futuro de esas prácticas; es decir, de lo que se percibe como su potencial contribución al desarrollo de la ciencia por venir y de cómo esa ciencia va a ser importante desde el punto de vista de valores sociales.

Por ejemplo, Shostak (un biólogo evolucionista) caracteriza el reduccionismo como la práctica de tomar lo que sabemos y aplicarlo al pasado en tanto que la evidencia no produzca contradicciones; o como la práctica de tomar lo que sabemos sobre sucesos en una escala micro para entender procesos en una escala macro, a menos que con-

frontemos incongruencias (SHOSTAK, 2002). A primera vista esto parece una manera muy extraña de caracterizar el reduccionismo. Pero una vez que entendemos que está motivada por la idea de que hay unidades de evolución susceptible de caracterizarse como implementables para diferentes niveles de organización, entonces la conexión es clara. Tal vez su manera de caracterizar el reduccionismo no es la usual. Pero ciertamente, el problema del reduccionismo para Shostak es el problema de que no tenemos buenas razones para hacer esa generalización acerca de las unidades de evolución; que por lo tanto, no hay un nivel fundamental en el cual se anclen dichas unidades. Como queda claro en la discusión de su ponencia (tal y como se presenta en el REGENMORTEL; HULL, 2002), su preocupación de fondo tiene que ver con que ese “reduccionismo” respecto a las unidades de evolución lleva a cuestionar el valor de proponer proyectos de investigación que no se conecten con un supuesto nivel fundamental; lo cual conduce a que mucha investigación valiosa no se haga en aras de un supuesto ideal de lo que es la buena investigación (que pasa por el dogma “reduccionista”).

Es claro que, por lo menos entre científicos, la discusión respecto a si el reduccionismo es la manera de hacer ciencia o un obstáculo a la investigación valiosa no es una cuestión meramente teórica; involucra juicios respaldados por prácticas científicas que promueven o desalientan maneras de investigar científicamente en aras de ciertos valores.

Un libro, muy conocido y muy influyente, crítico del reduccionismo mecanicista implícito en las prácticas científicas propias de la biología molecular es “The Dialectical Biologist” . El libro empieza diciendo que si bien el reduccionismo mecanicista de la biología molecular ha sido muy exitoso, no debemos ver este reduccionismo como la única manera de llegar a la verdad. Se requiere — nos dicen Levins y Lewontin — una posición epistémica alternativa. En ese libro ellos proponen una visión dialéctica de la relación entre ciencia y naturaleza. En un libro posterior Lewontin y Levins examinan diferentes aspectos de la naturaleza dual de la ciencia, la dualidad que se manifiesta por un lado en la cada vez mayor sofisticación en laboratorios y proyectos de investigación, y por otro lado, en una creciente irracionalidad en la empresa científica como un todo:

Esto nos da un patrón de entendimiento y ceguera, de conocimiento e ignorancia, que no viene dictado por la naturaleza, y que nos deja indefensos respecto a los grandes problemas que tenemos que confrontar hoy día. Esta naturaleza dual nos da una ciencia impulsada por su desarrollo interno y por resultados tan diversos que nos obligan a poner a la complejidad como el problema intelectual central de nuestro tiempo. (LEWONTIN; LEVINS, 2007, p. 9).

Lewontin y Levins consideran que el reduccionismo es una tradición filosófica que tiende a desconocer ese problema, que lleva a la fragmentación institucional de la investigación y a entender la política económica del conocimiento como mera mercancía. Como vemos, Shostak, Levins y Lewontin son parte de una importante cantidad de científicos que

asocian el problema del reduccionismo por un lado, con la promoción de un cierto tipo de holismo y por el otro, con una filosofía política de la ciencia. Es indudable que hay mucho de interés filosófico en esta discusión; pero también es claro que un problema importante para los críticos del reduccionismo, dado que reconocen el éxito innegable de los métodos reduccionistas, es diagnosticar lo que está mal con el reduccionismo sin matar la gallina con los huevos de oro. Esto no es un problema trivial.

Como ya lo hemos mencionado, un avance en esta dirección consiste en reconocer que buena parte de la discusión gira respecto a cómo entender lo que es una explicación causal y los diferentes tipos de explicación causal que podemos utilizar en la ciencia para generar conocimiento. Pero la pregunta tiene más de una posible manera de plantearse.

Una de estas maneras ya está claramente formulada en los diálogos de Platón. Sócrates protesta que uno no puede dar como explicación de que uno está recostado el hecho de que mi cuerpo está hecho de huesos y tendones y que puesto que los huesos se mueven en las articulaciones, entonces los tendones al relajarse y contraerse hacen que doble mis extremidades de manera tal que me permitan recostarme. Para Sócrates, citar este tipo de causas es no dar el tipo apropiado de causas para el tipo de explicación que se requiere. El comportamiento humano requiere una explicación que apele a causas finales, no causas materiales.

Más en general, el problema es que es muy fácil confundir diferentes tipos de causa y por lo tanto, dar explicaciones que no son apropiadas para determinado tipo de proceso. Desde esta perspectiva (una vez que hacemos entrar como parte del problema la finalidad en cuestión), *el problema del reduccionismo es entonces más bien un problema respecto a las dificultades que tenemos para distinguir los tipos apropiados de explicación para las diferentes aplicaciones de la ciencia, las cuales se llevan a cabo a través de las diferentes prácticas científicas*. En otras palabras, el problema puede verse, dicho en términos de Neurath, como un problema de ingeniería social: las diferentes prácticas científicas se han desarrollado a través de la promoción de tipos específicos de explicaciones y métodos; un problema importante es cómo organizar esos recursos de manera racional en relación con valores sociales. De manera análoga a como un ingeniero organiza los diferentes materiales de acuerdo a las necesidades de la obra planeada.

4.1 Reduccionismo en medicina

La dimensión de ingeniería social de un reduccionismo programático, que muchas veces se asocia con el rechazo al reduccionismo, puede verse sobre todo en la importancia que tienen ciertas maneras de implementar el conocimiento científico en desarrollos tecnológicos y aplicaciones médicas. Regenmortel muestra las consecuencias de una metodología reduccionista en relación con el desarrollo de nuevas drogas y vacunas.¹² Regenmortel nos hace ver que el número de drogas aprobadas por la FDA, la agencia

¹²Ver por ejemplo Van Regenmortel (1999).

encargada de su aprobación en los EEUU (US Food and Drug Administration), ha declinado sistemáticamente. Esto se ha achacado a muchas causas, aumento en regulaciones, malos manejos y en la tendencia a sólo enfocar la investigación a drogas que prometen un cierto nivel de ganancias. Regenmortel considera que si bien las estrategias de investigación en cuestión incluyen muchas teorías y prácticas científicas novedosas, como lo son la genómica, la proteómica y la bio-informática, los resultados no son los esperados. Muchos proyectos biotecnológicos en la generación de vacunas contra el cáncer y enfermedades virales, por ejemplo, han sido considerados un fracaso. El diagnóstico de Regenmortel es que si bien hay muchos factores que pueden verse como contribuyendo a esta situación, una razón fundamental para este estado de cosas es el uso de metodologías reduccionistas en la planeación y evaluación de proyectos. Muchas enfermedades resultan de la interacción de muchos productos génicos y por lo general, no tenemos conocimiento de todos los productos génicos involucrados en una función biológica particular. No obstante, los investigadores tienden a hacer descansar sus investigaciones en experimentos que involucran la remoción de un único gen.

Otro ejemplo que ha sido discutido por varios críticos del reduccionismo y por Regenmortel en particular es la vacunación y más específicamente, proyectos de investigación que buscan un “diseño racional de vacunas”. Dichos proyectos parten de la idea que los principios del diseño de drogas basadas en el conocimiento de la estructura biológica pueden aplicarse al desarrollo de vacunas. Esto presupone que un fenómeno biológico, como la protección contra una infección, puede ser reducido a nivel químico. Este supuesto, sin embargo, es cuestionable según Regenmortel. Los determinantes antigénicos de un agente infeccioso son propiedades que se definen en la interacción con anticuerpos específicos y que sólo existen en el contexto del sistema inmune.

En un trabajo reciente, Ahn y co-autores (AHN *et al.*, 2006) apuntan en la misma dirección. Nos dicen que si bien la implementación de la medicina clínica se orienta por una visión sistémica, la ciencia de la medicina clínica es fundamentalmente reduccionista. Ellos consideran que ese reduccionismo va acompañado de cuatro tipos de prácticas que le son distintivos:

- (1) el énfasis en explicaciones basadas en la identificación de un factor singular dominante. La idea es que de manera análoga a como un mecánico identifica la pieza defectuosa en un automóvil, los médicos tienden a buscar el factor que se identifica como la causa de la enfermedad.
- (2) el énfasis en homeostasis,
- (3) evaluaciones inexactas de riesgo, y
- (4) tratamientos “aditivos”.

Estas ideas se consideran cuestionables, porque muchas veces no puede identificarse un factor singular dominante (como lo propone (1)). El supuesto de que la estabilidad de un sistema biológico y del cuerpo humano en particular, puede entenderse en términos de parámetros asociados con rangos normales y anormales de funcionamiento (homeostasis) es indudablemente muy exitoso y correctamente se considera un gran avance en medicina; pero es importante pensar en sus límites. Por ejemplo, el énfasis en la corrección de un parámetro (nivel bajo de potasio, por ejemplo), puede hacer perder de vista la importancia de regulaciones que tienen lugar a nivel sistémico. Es posible que forzar ese parámetro a intervalos considerados “normales” tenga efectos sistémicos dañinos. Ahn *et al.* mencionan por ejemplo, efectos adversos de calcio para hipocalcemia, o del control de la presión arterial para hipertensión relacionada con infartos como casos en los cuales la homeostasis nos lleva a un tratamiento equivocado. Este tipo de limitaciones al reduccionismo claramente nos llevan a pensar que la mera agregación de tratamientos para causas aisladas muchas veces no es la mejor manera de curar y que por lo tanto, un tratamiento con frecuencia no puede ser “aditivo”. Estas limitaciones evidentemente le dan un lugar a algún tipo de holismo, el cual, tendría que ser tomado en cuenta a la hora de entender qué es un sistema biológico complejo. Pero es fácil observar que el reconocimiento de estas limitaciones tiene que ir asociado con tomarse en serio el tipo de dualidad de la ciencia a la que se refieren Lewontin y Levins en la cita de arriba. La complejidad de la ciencia es parte de la complejidad de las sociedades humanas y de la manera como las diferentes prácticas se constituyen en instituciones sociales que promueven intereses y valores diversos.

El tercer factor que Ahn *et al.* asocian con el reduccionismo es la distorsión en la evaluación de riesgos. El reduccionismo tiende a hacernos pensar en la medición de riesgos como asociados uno a uno con factores de riesgo. Un ejemplo que dan ellos es el de la hipertensión, que se sabe es un factor de riesgo en relación con ataques al corazón. La recomendación ha sido que se le de tratamiento farmacológico, asociado con una modificación de estilo de vida, a personas con una presión sistólica mayor a 140. Esto está basado en estudios que muestran que hombres con presión sistólica mayor de 140 tenían el doble de probabilidad de desarrollar problemas del corazón que hombres con presión menor que 140. Sin embargo, dado que cerca del 70 % de la población en los EEUU (en donde se hicieron los estudios) no tiene problemas de hipertensión, más del 30 % de los problemas surgen en gente con presión normal. Esto lleva a la llamada “paradoja de la prevención”. Un número mayor de gente con menor riesgo da origen a mayor número de casos de enfermedad que un menor número de gente con mayor riesgo. Una posible estrategia para resolver la paradoja es bajar el nivel de presión sanguínea que se considera debe ser tratado. Pero esto tiene varias implicaciones. Por un lado, van a ser tratados un mayor número de gente que no hubieran de todas maneras desarrollado la enfermedad y por otro, cambios en estilo de vida y el tratamiento pueden tener consecuencias negativas para la salud de esas personas.

El problema es complejo, pero es claro que una salida de la paradoja involucra reflexionar acerca de la manera como pueden evaluarse los riesgos a nivel colectivo, no simplemente tomados uno a uno. Esto no es trivial. Sin embargo, no parece haber otra salida de la paradoja. *Pero, si los riesgos no pueden verse como asociados de manera definida con individuos, entonces la conformación de los riesgos tiene que verse como teniendo lugar a través del desarrollo de instituciones que los anclan a determinados tipos de entorno.* En otras palabras, la evaluación de riesgos no puede hacerse independientemente de la manera como esos riesgos conforman patrones estables de comportamiento y expectativas articuladas por normas y valores.

4.2 Reduccionismo y complejidad en biología evolucionista

De manera análoga a cómo algún tipo de holismo es pertinente para la medición de riesgos y planeaciones de salud pública, muchos modelos teóricos respecto a lo que es un proceso evolucionista requieren tomar en cuenta aspectos sistémicos asociados con procesos de desarrollo biológico, por ejemplo. Cómo modelar estos aspectos sistémicos es un serio problema; pero el problema no va a desaparecer haciendo ver que no tenemos una manera clara de tratarlo. El problema no apunta a negar la importancia del reduccionismo en el avance de la ciencia, sino a reconocer sus limitaciones. Así, la llamada Teoría de Sistemas de Desarrollo (DST por sus siglas en inglés) considera que los procesos biológicos deben estudiarse evitando identificar un tipo de recurso como controlando o dirigiendo el proceso, dejando otros recursos fuera de consideración. En particular, DST apunta a mostrar que el concepto de “programa genético” o de “genetic blueprints” en biología asumen que puede hacerse una distinción clara entre lo que forma parte de un sistema y lo que no. Y este tipo de distinción muchas veces es problemática. Sobre todo, porque tiende a dejar fuera de consideración la complejidad de las interacciones dinámicas que conforman los procesos biológicos.¹³ Esto lleva a una visión diferente a la tradicional de entender lo que es evolución biológica. El cambio evolutivo se considera que es el producto de interacciones en las que los resultados están co-determinados por poblaciones y entornos que a su vez son parte de historias de interacción complejas. Esto lleva a negar que podemos pensar en la evolución como una mera adaptación del organismo a un medio ambiente. Y más en general, sugiere que aspectos del entorno pueden jugar un papel activo en la conformación del sistema de desarrollo y por lo tanto, jugar un papel en la dirección de la evolución de un determinado linaje.

En los dos casos anteriores, la crítica al reduccionismo apunta a propuestas que no tienen una respuesta clara a problemas importantes. Ahn *et al.* (2006) sugieren cómo la biología sistémica puede ayudarnos a superar las limitaciones del reduccionismo. La biología sistémica parte del conocimiento técnico asociado con el desarrollo de teorías matemáticas del caos, dinámica no lineal y teorías de sistemas complejos; las cuales,

¹³véase por ejemplo Oyama *et al.* (2001).

aplicadas a los sistemas biológicos, permiten modelar la emergencia de propiedades como surgiendo de la interacción entre componentes heterogéneos. Estas teorías matemáticas han existido por muchas décadas, pero lo novedoso es la manera como se están combinando con líneas experimentales de investigación. Es claro que la llamada biología sistémica no es en el sentido tradicional una disciplina, sino más bien una confluencia de métodos provenientes de muy diversas áreas (y no sólo de la biología); los cuales, están teniendo un impacto en la manera de plantear las investigaciones y el trabajo experimental que requiere el estudio de los sistemas biológicos complejos. Uno de los objetivos explícitos de la biología sistémica es entender los sistemas como sistemas en interacción constante y en equilibrio dinámico entre ellos y con el entorno. En la medida que este tipo de modelos puedan ser utilizados en la práctica médica el reduccionismo típico de la medicina clínica, caracterizado por las cuatro prácticas arriba mencionadas, podría ser superado. Igualmente, este tipo de modelos podría ayudarnos a entender la relación entre desarrollo y evolución a la que apunta DST. Esta es indudablemente una discusión que toca todas las variantes del reduccionismo que mencionamos en la primera parte de este trabajo.

El punto que nos interesa recalcar ahora, sin embargo, ya para irle dando una forma más definida a nuestra propuesta respecto a cómo entender el problema del reduccionismo en la ciencia y en la biología en particular como la articulación de un programa reduccionista, es que la discusión filosófica sobre el reduccionismo tiene que tomar en cuenta por lo menos los siguientes temas:

- A. una serie de cuestiones filosóficas que siempre han estado en el centro de la discusión sobre reduccionismo; a saber, cuestiones de ontología, metodología y explicación en un sentido amplio y general. En particular, la discusión sobre si existe o no un nivel fundamental respecto al cual podamos orientar las explicaciones y métodos diversos que constituyen las diferentes prácticas científicas.
- B. Las cuatro prácticas asociadas por Ahn *et al.* (2006) con el reduccionismo corresponden a una serie de cuestiones filosóficas (que pueden verse como especificaciones de las cuestiones que plantean AHN *et al.* en el punto 1 arriba) ampliamente estudiadas en la filosofía de la ciencia. En particular esto nos lleva a discusiones respecto a qué es una explicación científica; así como a discusiones de si podemos hablar de un tipo fundamental de explicación causal o tenemos que reconocer una variedad heterogénea de tipos de explicación causal. Esta es un cuestión que desde diferentes perspectivas ha sido objeto de reflexión filosófica desde los inicios de la ciencia. No tenemos que irnos al estudio de los sistemas complejos para darnos cuenta que la búsqueda por un factor causal dominante muchas veces no nos lleva a una buena explicación. La discusión sobre la necesidad de abandonar explicaciones causales de este tipo llevó, precisamente en filosofía de la ciencia, al cuestionamiento de modelos de explicación simplistas como el de Salmon (1984) y

generó toda una serie de propuestas acerca de las maneras apropiadas de modelar explicaciones causales con factores múltiples heterogéneos. Entre las propuestas más interesantes están aquellas, que como en el caso de las propuestas de Nancy Cartwright (1999), proponen que una explicación causal requiere de un contexto concreto en el cual se modela la complejidad de causas. Este énfasis en la importancia del contexto es una manera en la que la tensión entre reduccionistas y no reduccionistas se está tratando de resolver (véase en particular SARKAR, 2005).

- C. La manera en la que se está intentado superar el reduccionismo es precisamente haciendo ver que éste no tiene por qué rechazarse; sino que más bien, los diferentes sentidos del reduccionismo pueden verse como estrategias que nos permiten identificar componentes estables de sistemas complejos, los cuales posteriormente tenemos que tomar en cuenta para entender fenómenos complejos. Pero entonces, el reduccionismo no debe verse como el método de la ciencia, sino como un andamiaje de estrategias más o menos provisionales que se requieren para entender la dualidad de la ciencia como generadora de conocimiento objetivo y como constructora de realidad social.

5 Conclusión

La heterogeneidad de prácticas exitosas orientadas al estudio de diferentes niveles de organización que están interactuando de manera fructífera en la biología y otras ciencias naturales apuntan tanto a la importancia de la diversificación de las prácticas científicas; como a la importancia de su integración como recursos para el planteamiento de nuevos problemas o el desarrollo de novedosas perspectivas de investigación. En la medida que lo que se considera fructífero o exitoso lo es en relación a valores sociales representados en protocolos de investigación, instrumentos y técnicas, la integración fructífera de esas diferentes prácticas que tiene lugar en parte a través de relaciones de reducción puede verse como una representación de la relación ciencia-sociedad en la medida que involucra distinciones entre sistemas y su entorno, por ejemplo que están guiados prácticas científicas diferentes que de una u otra forma encarnan valores sociales implícitos en esas prácticas.

Referências bibliográficas

AHN, A. C. et al. The limits of reductionism in medicine: could systems biology offer an alternative? *PLoS Medicine*, v. 3, n. 6, p. e208, May 2006.

BICKLE, J. *Philosophy and neuroscience: a ruthlessly reductive account*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003.

- BRANDON, R. Greene on mechanism and reductionism: more than just a side issue. In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1984 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1985. p. 345-353. v. 2.
- CARNAP, R. Die physikalische Sprache als Universalsprache der Wissenschaft. *Erkenntnis*, v. 2, n. 2, p. 432-465, Dec. 1931.
- CARTWRIGHT, N. *The dappled world: a study of the boundaries of science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- CARTWRIGHT, N. et al. *Otto Neurath: philosophy between science and politics*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- CRAVER, C. F. *Explaining the brain: mechanisms and the mosaic unity of neuroscience*. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- DARDEN, L. *Theory change in science: strategies from mendelian Genetics*. New York: Oxford University Press, 1991.
- HALL, B. K.; PEARSON, R. D.; MÜLLER, G. B. (Ed.). *Environment, development, and evolution: towards a synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2004.
- HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. Studies in the logic of explanation. *Philosophy of Science*, v. 15, n. 2, p. 135-175, Apr. 1948.
- KIM, J. *Physicalism, or something near enough*. Princeton: Princeton University Press, 2005.
- LAUBICHLER, M. D. Form and function in Evo Devo: historical and conceptual reflections. In: LAUBICHLER, M. D.; MAIENSCHNEIN, J. (Ed.). *Form and function in developmental evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.
- LEVINS, R.; LEWONTIN, R. *The dialectical biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.
- LEWONTIN, R.; LEVINS, R. *Biology under the influence: dialectical essays on ecology, agriculture, and health*. New York: Monthly Review Press, 2007.
- MARTÍNEZ, S. F. La representación de lo contingente en las explicaciones científicas. In: SUÁREZ DÍAZ, E. (Comp.). *Variedad infinita ciencia y representación: un enfoque histórico y filosófico*. México: Limusa, 2007. p. 23-54.
- NAGEL, E. *Teleology revisited and other essays in the philosophy and history of science*. New York: Columbia University Press, 1979.
- NEURATH, O. Protokollsätze. *Erkenntnis*, v. 3, n. 1, p. 204-214, Dec. 1932.

OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.

POLANYI, M. Life's irreducible structure: live mechanisms and information in DNA are boundary conditions with a sequence of boundaries above them. *Science*, v. 160, n. 834, p. 1308-1312, Jun. 1968.

SALMON, W. C. *Scientific explanation and the causal structure of the world*. Princeton: Princeton University Press, 1984.

SARKAR, S. *Genetics and reductionism*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

SARKAR, S. Reductionism and functional explanation in molecular biology. In: SARKAR, S. *Molecular models of life: philosophical papers on molecular biology*. Cambridge: MIT Press, 2005. p. 117-144.

SHOSTAK, S. Who is afraid of reductionism? I am! In: VAN REGENMORTEL, M. H. V.; HULL, D. L. (Ed.). *Promises and limits of reductionism in the biomedical sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, 2002. p. 83-112.

SMITH, J. M.; SZATHMÁRY, E. *The major transitions in evolution*. New York: Oxford University Press, 1997.

VAN REGENMORTEL, M. H. Molecular design versus empirical discovery in peptide-based vaccines: coming to terms with fuzzy recognition sites and ill-defined structure-function relationships in immunology. *Vaccine*, v. 18, n. 3-4, p. 216-221, Sept. 1999.

VAN REGENMORTEL, M. H. Reductionism and complexity in molecular biology: scientists now have the tools to unravel biological and overcome the limitations of reductionism. *EMBO Report*, v. 5, n. 11, p. 1016-1020, Nov. 2004.

VAN REGENMORTEL, M.; HULL, D. L. (Ed.). *Promises and limits of reductionism in the biomedical sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, 2002.

WATERS, C. K. Genes made molecular. *Philosophy of Science*, v. 61, n. 2, p. 163-185, Jun. 1994.

WIMSATT, W. C. Complexity and organization. In: SCHAFFNER, K. F.; COHEN, R. S. (Ed.). *Proceedings of the 1972 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. Dordrecht: D. Reidel, 1974. p. 67-86.

WIMSATT, W. C. Developmental constraints, generative entrenchment and the innate-acquired distinction. In: BECHTEL, W. (Ed.). *Integrating scientific disciplines*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1986. p. 185-208.

WIMSATT, W. C. Golden generalities and co-opted anomalies: Haldane vs. Muller and the drosophila group on the theory and practice of linkage mapping. In: SARKAR, S. (Ed.). *The founders of evolutionary genetics: a centenary reappraisal*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992. p. 107-166.

WIMSATT, W. C. Reductionism and its heuristics: making methodological reductionism honest. *Synthese*, v. 151, n. 3, p. 445-475, Aug. 2006.

WIMSATT, W. C. *Re-engineering philosophy for limited beings: piecewise approximations to reality*. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

WINTHER, R. G. Parts and theories in compositional biology. *Biology and Philosophy*, v. 21, n. 4, p. 471-499, Sept. 2006.

LEYES Y TEORÍAS EN BIOLOGÍA

Pablo Lorenzano^{*†}

1 Introducción

El objetivo del presente trabajo es servir de introducción a las problemáticas de las leyes y las teorías en biología en el contexto más amplio de la filosofía general de la ciencia. Ambas problemáticas, además, se encuentran relacionadas, pues se ha sostenido usualmente que la ciencia en general contiene, entre otras cosas, teorías científicas y éstas, a su vez, deben contener leyes. Y lo que vale para la ciencia en general también lo vale para las distintas disciplinas en particular. Así, la biología, en tanto disciplina científica empírica, contiene, entre otras cosas, teorías, las que, por su parte, incluyen leyes. Sin embargo, algunos han argumentado que esto trae dificultades a la biología, ya que la biología, sostienen, no posee leyes genuinas. Frente a este tipo de argumentación, encontramos dos reacciones distintas: por un lado, están aquellos que concluyen que la biología tampoco posee teorías genuinas — o, más aún, extremando la conclusión, mantienen que la biología no es una verdadera ciencia o lo es de una calidad inferior respecto de aquellas que sí poseen leyes y teorías, tales como la física y, quizás, la química — y, por otro lado, los que parecen dispuestos a sostener que o bien no hay leyes en las teorías biológicas — y que, eventualmente, esto no representaría ningún problema, pues las teorías en general no necesitan contener leyes o, al menos, las teorías de la biología constituyen un tipo especial de teorías que no necesitan contener leyes — o bien que sí

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto B.

† Este trabajo ha sido realizado con la ayuda de los proyectos de investigación PICTR2006 N° 2007, PICT2007 N° 1558 e PICT2014 N° 1741 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (Argentina) y FFI2008-01580 e FFI2009-08828 del Ministerio de la Ciencia e Innovación e FFI2012-37354/CONSOLIDER INGENIO CSD2009-0056 e FFI2013-41415-P del Ministerio de la Economía e Competitividad (España).

hay leyes en la biología, sólo que la expresión “ley” tiene aquí un significado diferente al habitual. En este trabajo, intentaremos mostrar la posibilidad de contar con un enfoque filosófico unificado de las teorías y las leyes de la ciencia en general y de la biología en particular, que nos permita sostener que ni las leyes ni las teorías de la biología son peculiares, o distintas a las que podemos encontrar en disciplinas tales como la física o la química, y que la biología, considerada como una disciplina científica, tampoco es de una calidad inferior a la de aquéllas. Esto lo haremos a la luz de la aplicación del estructuralismo metateórico y su concepto de ley fundamental al análisis de la teoría *genética clásica de poblaciones* y a la que podría ser considerada su ley fundamental, la *ley de concordancia poblacional*.

2 La concepción clásica de las teorías

En el transcurso del tiempo que va desde fines de 1920 hasta fines de 1950, la filosofía de la ciencia iniciada en Viena, en lo que desde 1929 pasaría a denominarse oficialmente *Círculo de Viena*,¹ y continuada sobre todo en los Estados Unidos, tras la llegada a ese país de los principales filósofos de la ciencia centroeuropeos, se instaura como corriente principal.² Durante ese período, momento o fase — denominada “clásica” —, la filosofía de la ciencia estuvo marcada no por una sola concepción, sino por un conjunto de problemas abordados, posiciones y supuestos que tenían un aire común.

Uno de los problemas centrales de la fase clásica lo constituyó la elucidación del concepto de teoría empírica. Podría decirse que si bien todos los filósofos pertenecientes a dicha fase consideraban a las teorías como *conjuntos de enunciados organizados* deductiva o *axiomáticamente*, no todos concordaban en el modo específico en que esto debía ser comprendido y precisado. Esta concepción es conocida con el nombre de *concepción clásica* — *heredada, estándar, recibida, ortodoxa, tradicional, enunciativa* o *sintáctica* — de las teorías científicas y ha sido sostenida por diversos autores. Su versión más madura y elaborada, fruto de diferentes análisis, críticas y sucesivos intentos encaminados a superarlas, sin embargo, la encontramos en Rudolf Carnap (1956, 1966). De acuerdo con ella, las teorías científicas particulares pueden presentarse bajo la forma de un *sistema interpretado* que consta de: a) un sistema axiomático, y b) un sistema de reglas semánticas para su interpretación. En el caso de una teoría particular, las leyes de dicha teoría (aquellas leyes que no se deducen de otras y que suelen denominarse “fundamentales”) son los *axiomas*, los enunciados básicos primitivos de la teoría. Estos enunciados constituyen lo que generalmente se denomina *sistema axiomático*. De ellos se deducen como teoremas el resto de las afirmaciones teóricas. En cuanto a sus términos, un sistema axiomático contiene, además de términos lógico-matemáticos, términos descriptivos, con los que se

¹ Ver Carnap, Hahn & Neurath (1929).

² Para las vicisitudes por las que atravesó la filosofía de la ciencia de los emigrados centroeuropeos en los Estados Unidos durante la Guerra Fría, ver Reisch (2005).

formulan los axiomas y que son los llamados *términos teóricos* primitivos del sistema. A veces se pueden introducir términos teóricos adicionales mediante definiciones, con cuya ayuda se abrevian algunos teoremas; pero los términos definidos son *eliminables*, son meras abreviaturas notacionales.

Al adoptarse el enfoque anterior en el problema de ofrecer los fundamentos axiomáticos de las teorías científicas, para develar así su *estructura interna*, la cuestión de la *interpretación* surge de una manera directa y natural, puesto que en la formalización se abstrae el contenido de los términos que conforman el sistema. A fin de resolver esa cuestión se necesita dar *reglas semánticas*, en primer término para los signos, constantes o términos lógicos del vocabulario lógico *VL* (que establecen para cada uno de ellos las condiciones de verdad de los enunciados construidos con su ayuda) y posteriormente para los signos, constantes o términos específicos, propios del sistema axiomático, y que — como vimos — son conocidos con el nombre de *términos teóricos* y conforman el vocabulario descriptivo teórico *VT*. Este segundo paso es necesario si la teoría es empírica y no meramente matemático-formal, pues debe haber una conexión de los términos teóricos, introducidos por el cálculo axiomático, con la experiencia o con situaciones empíricas. Esta conexión se realiza mediante ciertos enunciados que vinculan algunos, pero no necesariamente todos, los términos teóricos, p.e. “temperatura”, con otro tipo de términos descriptivos, a saber: aquellos que reciben una interpretación empírica completa mediante reglas semánticas de designación y que refieren a lo directamente observable o mediante técnicas relativamente simples, e.e. con los términos denominados *observacionales*, que conforman el vocabulario descriptivo observacional *VO*, p.e. “ascender” o “líquido”. Estos enunciados mixtos que, además de los axiomas, también forman parte de la teoría son las denominadas *reglas de correspondencia C*, p.e. “al aumentar la temperatura asciende la columna de líquido”. Mediante las reglas de correspondencia se le proporciona una interpretación empírica (observacional), si bien parcial e indirecta, y así contenido empírico, a los términos del formalismo axiomático abstracto. Así la teoría, o cálculo interpretado, consiste en la conjunción de todos los axiomas y de todas las reglas de correspondencia *T & C*.

Dicha concepción, que surge fundamentalmente a partir de la reflexión que realizan los filósofos clásicos acerca de la física, se instaura como una metateoría general, es decir, como una teoría filosófica sobre las teorías científicas en general y no sólo sobre las de una de sus disciplinas, la física. Pero, paradójicamente, esta concepción que en general contaba con escasos ejemplos concretos de análisis de teorías sustantivas que la sustentaran, aun en el terreno de la física, dio lugar en el campo de la biología, no obstante, a propuestas de axiomatización de teorías particulares. Su principal representante en filosofía de la biología durante la fase que va de fines de los años veinte a fines de los años cincuenta fue J.H. Woodger, quien trató de aplicarla al análisis de teorías biológicas específicas, en especial a la genética clásica (WOODGER, 1937, 1939, 1952,

1959).³ Posteriormente, sin embargo, una serie de filósofos de la ciencia criticaron las propuestas de Woodger, tanto por lo que hace a su enfoque general como por el modo particular que tiene de llevarlas a cabo, aunque también fueron continuadas por Kyburg (1968), Lindenmayer y Simon (1980) y Rizzotti y Zanardo (1986).⁴ Además, otros autores intentaron aplicar la concepción clásica de las teorías en el ámbito de la biología evolutiva (RUSE, 1973, quizás WILLIAMS, 1970), así como también, frente a críticas y objeciones, defendido su aplicabilidad a dicho ámbito (ROSENBERG, 1985).

Sin embargo, no sólo se ha discutido acerca de la adecuación de la concepción clásica para el análisis de las teorías biológicas en particular, sino que también se lo ha hecho para las teorías científicas en general. De hecho, la concepción clásica de las teorías se ve sometida, ya desde fines de los años cincuenta, a una serie de críticas que hacen, en definitiva, dudar de su adecuación, de modo tal de justificar y motivar el desarrollo y exposición de otras alternativas, en especial la gran alternativa a, y sucesora de, la concepción clásica de las teorías, a saber: la denominada “concepción semántica de las teorías científicas”, a la que nos referiremos más adelante.⁵

3 El concepto clásico de ley

Como vimos, de acuerdo con la concepción clásica de las teorías, las leyes son un componente esencial de éstas: constituyen los axiomas mediante los cuales se las representa metateóricamente. Además, se supone que las leyes juegan un papel central en una de las actividades que suelen llevar a cabo los científicos, la de proporcionar explicaciones, al menos según el análisis de la explicación científica conocido como “modelo de cobertura legal (inferencial)”, que se encuentra indisolublemente ligado al nombre y obra de Carl G. Hempel (1942, 1965; HEMPEL; OPPENHEIM, 1948) y que, desde su surgimiento en los años 40 hasta entrados los años 60, fue aceptado casi sin discusión por la comunidad filosófica (STEGMÜLLER, 1983; SALMON, 1989) y ha sido punto de referencia obligado para las propuestas de análisis alternativas y/o complementarias (de *relevancia estadística*, *pragmático*, *causal* y de *unificación teórica*) desarrolladas desde entonces. De acuerdo con él, explicar un hecho (sea éste particular o general) consiste en poder inferir el enunciado que lo describe (conocido como *explanandum*) como conclusión de un argumento en el que las premisas (o *explanans*) contienen esencialmente al menos una ley. Debido a la importancia, entonces, de las leyes — ya sea como componente esencial de las teorías o del *explanans* en las explicaciones —, es que durante la fase clásica también se realizaron esfuerzos por elucidar la noción metacientífica de ley.

³ Para ejemplos de análisis dentro de la concepción clásica de teorías científicas, pertenecientes tanto a las ciencias formales como a las empíricas, ver Carnap (1958), quien incluye algunos de los resultados de Woodger (1937).

⁴ Para una presentación y crítica de ellas, ver Lorenzano (1995).

⁵ Para una exposición y discusión de las críticas a la concepción clásica de las teorías, ver, entre otros, Stegmüller (1970), Suppe (1974a), Díez & Lorenzano (2002a).

Siguiendo una estrategia adoptada por Nelson Goodman (1947), Hempel & Oppenheim (1948) intentan elucidar el concepto de *ley* (fundamental), a partir de la noción más amplia de *enunciado legaliforme* o, lo que es lo mismo, *enunciado de forma legal*. Se supone que una de las características que deben satisfacer los enunciados de leyes es ser verdaderos. Los enunciados legaliformes, por su parte, poseen todas las características de los enunciados de leyes, con la posible excepción de la verdad. Así, todo enunciado de ley (fundamental) es un enunciado legaliforme (fundamental), mientras que no todos los enunciados legaliformes (fundamentales) son (enunciados de) leyes (fundamentales). De manera informal, un enunciado legaliforme (fundamental) posee las siguientes características:

1. tiene forma universal, es decir, es un enunciado general que sólo contiene cuantificadores universales, por ejemplo del tipo $(x)(Fx \rightarrow Gx)$;
2. su alcance es ilimitado, esto es, se aplica en todo tiempo y espacio, lo cual estaría asegurado en caso de que el universo de discurso, e.e. el dominio de objetos cubiertos por los cuantificadores (el rango de las variables individuales), consistiera en todos los objetos físicos del universo o de todas las localizaciones espacio-temporales;
3. no contiene designaciones de objetos particulares, e.e. no hace referencia explícita a objetos particulares, prohibiéndose así el uso de nombres propios;
4. contiene únicamente términos generales, es decir, sólo se permite en su formulación la utilización de predicados que no refieren implícitamente a ningún objeto particular o a nombres propios ni a ninguna localización espacio-temporal.

Mientras que la condición (1) pretende capturar la intuición de que las leyes (fundamentales) deben ser leyes generales estableciendo una condición o criterio de carácter sintáctico (relativo a la forma lógica de los enunciados de ley), las condiciones (2), (3) y (4) son condiciones o criterios de carácter semántico (relativos al ámbito de aplicación de las leyes) diseñados básicamente para excluir como accidentales aquellas generalizaciones universales cuyas variables no recorren el universo entero o que contienen referencia o explícita o implícita a particulares. Todas ellas, incluida la condición de verdad antes mencionada, han sido consideradas problemáticas. A continuación señalaremos brevemente sus dificultades e intentos de superarlas discutiremos, para dedicarle luego algunos párrafos a la distinción entre “leyes naturales” o “de la naturaleza”, por un lado, y “leyes científicas” o “de la ciencia”, por el otro, así como también a las distintas posiciones generales que se han sostenido acerca de la naturaleza de las leyes, ubicando en ellas al análisis clásico de corte hempeliano.

Para empezar con la discusión de los distintos criterios ofrecidos, la condición de verdad difícilmente puede ser interpretada de manera plausible, ya sea como condición

suficiente o como condición necesaria, aun sin considerar que las leyes contienen diversas *idealizaciones* que hacen que sólo valgan de manera *aproximada* (estos rasgos de idealización y aproximación, por otra parte, se encuentran presentes en los distintos niveles de la conceptualización científica: en los datos empíricos, en las hipótesis, en las leyes y en las teorías): no es una condición suficiente para que un enunciado sea considerado una ley, debido a que, independientemente de la *problemática predicación o justificación de la verdad* de cualquier enunciado empírico o de su mera *aceptación “como si fuera verdadero”*, hay una enorme cantidad de enunciados que son verdaderos o son aceptados como tales, pero que nadie consideraría como leyes, como el siguiente enunciado: “este es un texto perteneciente a una antología dedicada a la filosofía de la biología”; por otro lado, la verdad tampoco parece ser una condición necesaria, ya que hay cierto número de enunciados en la historia de la ciencia que fueron, en sentido estricto, considerados como refutados o falsados, pero cuya legalidad no puede ponerse en duda, como las llamadas “leyes de la mecánica de Newton”.

Respecto de la condición 1 — “de universalidad” —, que establece que los enunciados de leyes, y más específicamente, los enunciados legaliformes o de forma legal, deben tener la *forma sintáctica de enunciados universales*, e.e. la de ser *generalizaciones o enunciados generales que sólo contienen cuantificadores universales*, teniendo la forma canónica estándar de *enunciados condicionales cuantificados universalmente*, y que, utilizando los recursos proporcionados por la lógica, los enunciados de esta forma se acostumbran simbolizar como $(x)(Fx \rightarrow Gx)$ (en donde el primer par de paréntesis simboliza al cuantificador universal, que se lee “para todo” o “dado cualquier”, y la x es una variable, o letra esquemática, que puede ser sustituida por, o que está en lugar de, (los nombres de) los objetos del dominio), no debería ser considerada una condición *suficiente* para la legalidad de un enunciado, ya que hay enunciados que poseen esta forma y que difícilmente pudieran ser considerados leyes. Este es el caso de aquellas *generalizaciones* que, para distinguirlas de las *legales*, son llamadas “generalizaciones *accidentales*”. Consideremos el siguiente ejemplo clásico: “Todas las monedas de mi bolsillo son de plata”. Este enunciado tiene la forma universal requerida para las leyes: “para todo objeto de mi bolsillo, si éste es una moneda, entonces es de plata”, pero no es una ley — ya que se aplica sólo a las monedas de mi bolsillo, en donde, por otro lado, podría haber monedas de otro material —, sino una *generalización accidental*. Pero si la condición de universalidad no es una condición suficiente para la legalidad, sí parece al menos ser una condición *necesaria*. Sin embargo, tanto éste como todo otro *criterio sintáctico* se enfrenta con el problema que plantea la existencia de enunciados lógicamente equivalentes con aquellos considerados: éstos poseen por lo general una forma lógica distinta. En este caso particular, hay que considerar la existencia de enunciados que son lógicamente equivalentes con los enunciados de forma universal, pero que poseen una forma lógica diferente a la canónica estándar de los enunciados de ley, ya sea sin afectar a la universalidad (p.e. $(x)(\neg Fx \vee Gx)$) como afectándola (p.e. $(\exists x)Fx \rightarrow (\exists x)Gx$), en donde ‘ \exists ’ simboliza al “cuantificador existencial” y se

lee: “hay”, “existe” o “para algunos”). Como intento de solución a esta dificultad es que se ha propuesto reformular la condición de universalidad de la siguiente manera: o bien las leyes mismas son enunciados universales, o bien, haciendo referencia a equivalencias lógicas, se considera, en una primera posibilidad, que todos los enunciados lógicamente equivalentes con ellas deben ser universales o, en una segunda posibilidad, que las leyes deben ser enunciados lógicamente equivalentes con un enunciado universal.

Para poder distinguir las generalizaciones *legales* de las generalizaciones *accidentales*, al criterio sintáctico proporcionado por la condición de universalidad se le añaden consideraciones *semánticas* relativas al *ámbito de aplicación* de las leyes. De este modo, a un enunciado de ley no sólo se le exige que sea un enunciado universal (o que todas sus equivalencias lógicas sean universales o que sea equivalente con uno que lo es), sino que se le exige que además sea “estrictamente” universal, lo cual significa que el ámbito de aplicación de las leyes debe ser *ilimitado* — e.e. que las leyes se deben aplicar en todo tiempo y lugar (condición 2) —, o al menos *irrestringido* — e.e. que no debe restringirse su ámbito de aplicación a una región espaciotemporal determinada (condición 2 modificada; NAGEL, 1961) —, sin hacer referencia alguna explícita (condición 3) o implícita (condición 4) a objetos particulares, lugares o momentos específicos, prohibiendo el uso de nombres propios o de una referencia tácita a nombres propios, objetos particulares o a localizaciones espacio-temporales y sólo permitiendo así la utilización de predicados “puramente universales en carácter” (según la terminología de POPPER, 1935), también llamados por Hempel “puramente cualitativos” (HEMPEL; OPPENHEIM, 1948, modificando la propuesta de CARNAP, 1947).

Sin embargo, estas condiciones tampoco están libres de dificultades. Por un lado parecen ser demasiado débiles, aceptando como leyes enunciados universalmente irrestringidos no legales, y por otro demasiado fuertes, excluyendo leyes claramente aceptables. En relación con el primero de los puntos, basta considerar que de acuerdo con ellas enunciados como el siguiente contarían como una ley: “Todo diamante tiene una masa menor a 100.000 k”. En cuanto al segundo, habría que considerar que aun cuando las leyes de algunas teorías cosmológicas sólo sean aplicables a la totalidad del universo y del espacio-tiempo, al igual que también lo serían las de la “gran teoría unificada” (“*grand unification theory*” o GUT) o de la “teoría del todo” (“*theory of everything*” o TOE) — que unificarían a las dos teorías físicas más importantes: la relatividad y la cuántica —, en caso de existir, o, quizás, de la “teoría de cuerdas” o “de supercuerdas” (“*string theory*” o “*superstring theory*”), esta situación no es la habitual; antes bien, las leyes normalmente se aplican a sistemas parciales y bien delimitados, y no un único sistema “cósmico”; algunas incluso involucran de modo esencial regiones espacio-temporales particulares (p.e. leyes de la geología que sólo valdrían en la tierra o leyes que se refieren a los primeros minutos del universo) o contienen nombres propios que hacen referencia a objetos particulares (como la anteriormente mencionada segunda ley de Kepler, en donde se menciona explícitamente al sol). Además, y en general, estos criterios (en especial la

condición (2), ya sea en versión original como modificada) dependen, por un lado, de la verdad de una hipótesis empírica, a saber: de la hipótesis de la *infinitud del universo*, cuya plausibilidad ha sido cuestionada, y, por el otro, del concepto intuitivo y nunca mayormente explicitado durante la fase clásica de la filosofía de la ciencia de *campo*, *ámbito* o *dominio de aplicación*, cuya precisión no resulta ser sencilla.

Como un intento de salvar estos criterios, durante dicha fase clásica se propuso diferenciar entre dos tipos de leyes genuinas: por un lado, leyes de alcance de alcance ilimitado, irrestricto o *fundamentales* y, por otro lado, leyes de alcance limitado, restringido o *derivadas* (HEMPEL; OPPENHEIM, 1948, a partir de REICHENBACH, 1947). Según esta propuesta de análisis, leyes como las de Kepler — de alcance limitado o restringido — se *derivarían* o deducirían lógicamente de leyes fundamentales — de alcance ilimitado o irrestricto — como las de Newton. En contra de dicha propuesta podrían mencionarse razones tanto históricas como sistemáticas. En relación con las históricas, habría que mencionar que Kepler propuso sus leyes, y fueron consideradas como tales, y no meramente como leyes derivadas, incluso antes de que Newton propusiera las suyas, e.e. antes de que existieran las leyes de las cuales se supone que se derivarían. Respecto de las sistemáticas, tendría que considerarse que las denominadas “leyes derivadas” en realidad *no se derivan* o *deducen literalmente* de las leyes fundamentales, al menos no se derivan o deducen *sólo* de ellas, sin considerar algunas premisas adicionales, o de un modo *exacto*. Sin embargo, si bien la conceptualización (y consiguiente terminología) específica propuesta no se encuentra libre de dificultades, veremos más adelante la plausibilidad de la idea de identificar leyes con distinto grado de generalidad dentro de una misma teoría.

Por otro lado, aquello que reconocen Hempel y Oppenheim en 1948 — que “el problema de una definición adecuada de los predicados puramente cualitativos permanece abierto”, p. 157 — no ha perdido vigencia desde entonces, y lo mismo vale para aquellos predicados que cumplirían una función similar, como los que Goodman denomina “proyectables” (GOODMAN, 1955, p. 86), o para otras propuestas de distinguir los auténticos enunciados de leyes de las generalizaciones accidentales, como la *capacidad de dar apoyo a enunciados contrarios-a-los-hechos* (CHISHOLM, 1946) o *contrafácticos* (GOODMAN, 1947) o *a inferencias contrafácticas* — siendo los enunciados contrarios-a-los-hechos o contrafácticos enunciados condicionales cuyo antecedente es falso, pero que nos dicen qué *podría* haber sucedido, qué *sucedería*, si se hubieran dado ciertas condiciones, qué tendencias, facultades o potencialidades *podría* manifestar un objeto en ambientes adecuados, las leyes deben decir qué sucedería si se cumplieran las condiciones antecedentes que, de hecho, no se cumplen — o de *dar apoyo a enunciados modales* — acerca de la *necesidad*, *posibilidad* e *imposibilidad física, natural* o *nómica*, distinta de la necesidad, posibilidad e imposibilidad *lógica* — o poseer *contenido modal* — delineando lo que es *física, natural* o *nómicamente* (y no, como dijimos, lógicamente) *necesario, posible* o *imposible*. El problema principal de estas últimas propuestas radica en la dificultad en proporcionar un análisis

satisfactorio, e independiente, de las nociones de dar apoyo a enunciados contrafácticos y/o modales; en particular, éstos corren serio riesgo de volverse circulares, ya que la razón por la cual podemos dar apoyo a un enunciado contrafáctico es que podemos inferirla de una ley de la naturaleza, en tanto que consideramos que algo es física, natural o nómicamente imposible porque viola una ley de la naturaleza y consideramos que algo es física, natural o nómicamente posible porque no viola una ley de la naturaleza.

3.1 Leyes naturales (o de la naturaleza) y leyes científicas (o de la ciencia)

En la literatura científica y filosófica se habla muchas veces no sólo de *leyes* a secas, sino también de leyes *naturales*, o *de la naturaleza*, por un lado, y de leyes *científicas*, o *de la ciencia*, por el otro. Dichas expresiones, además, suelen utilizarse como si las pertenecientes a un par fueran intercambiables por las pertenecientes al otro, e.e., como si fueran sinónimas o poseyeran el mismo significado. Sin embargo, nosotros consideramos conveniente distinguir el primero de los pares del segundo de ellos, ya que corresponden a enfoques o perspectivas diferentes (ver p.e. WEINERT, 1995a): el primero a un enfoque de tipo *ontológico* —correspondiente a cómo son las cosas mismas— y el segundo a uno de tipo *epistemológico* —centrada en lo que conocemos. Es así que, si bien todas las expresiones se refieren a regularidades, “leyes naturales” y “leyes de la naturaleza” (expresiones que tienen una larga historia que se retrotrae a un tiempo en que la gente pensaba a la naturaleza como obedeciendo las leyes de su Creador de un modo similar a como los individuos obedecían las leyes impuestas por su monarca) lo hacen de *aquellas regularidades empíricas que gobiernan el mundo natural que nos rodea, independientemente de si los seres inteligentes poseen o no conocimiento de esas regularidades o de si ha sido desarrollada una representación lingüística apropiada o no* para al menos algunas de esas regularidades, mientras que “leyes científicas” y “leyes de la ciencia” lo hacen de *aquellas regularidades del mundo natural que son conocidas por nosotros y que han sido puestas en apropiadas formas lingüísticas (enunciados)*. Otro modo de plantear la relación existente entre leyes naturales (o de la naturaleza) y leyes científicas (o de la ciencia) es considerar a estas últimas como las *formulaciones lingüísticas* mismas, enunciadas, afirmadas o aseveradas por los científicos en un momento determinado y a las leyes naturales (o de la naturaleza) como a los hechos *referidos* o a las proposiciones *expresadas* por aquéllas. Algunos filósofos han sostenido que un tratamiento filosófico de las leyes debe ser dado sólo para las leyes de la naturaleza y no para las leyes de la ciencia. Mientras que otros consideran más apropiado referirse a las leyes de la ciencia que (sólo) a las leyes de la naturaleza, debido a que, en todo caso, son las leyes de la ciencia las que proporcionarían importantes claves para la comprensión de lo que es una ley de la naturaleza.

3.2 La naturaleza de las leyes

En la discusión sobre la naturaleza de las leyes se dirimen cuestiones filosóficas globales sustantivas muy problemáticas, como las del realismo, la modalidad, los universales, la relación entre epistemología y metafísica, etc. A continuación se presenta una caracterización muy general de las principales alternativas.⁶ En general, se pueden distinguir tres tipos de análisis de las leyes: los *regularitivistas humeanos*, los *regularitivistas realistas* y los *necesitativistas* (o también *universalistas*). Ninguno niega, en principio, la diferencia entre regularidades accidentales y nómicas: todos pretenden dar cuenta de esa diferencia, la cuestión es los términos en los que lo hacen. Las concepciones regularitivistas analizan las leyes como regularidades (verdaderas) de cierto tipo (las que tienen las propiedades que vimos al final de la sección 3 que distinguían las regularidades nómicas de las accidentales). Los regularitivistas llamados *humeanos* (debido a que Hume 1739-1740, 1748, fue el primer defensor explícito de esta concepción) sostienen que *no hay necesidades en la naturaleza*; si las hay, en todo caso, son *proyectadas* por nosotros (mediante nuestro conocimiento, la ciencia, etc.; GOODMAN, 1955; AYER, 1956; MACKIE, 1966). Los regularitivistas *realistas*, por su parte, suponen la aceptación de algún tipo de necesidad o modalidad en la naturaleza, independiente de nuestro conocimiento (LEWIS, 1973, 1983). Los *necesitativistas*, a su vez, comparten con el regularitivismo realista su antihumeanismo: para ellos, la necesidad nómica descansa en algún tipo de distinción objetiva que no es proyectada, sino que “está en la naturaleza”. Pero se diferencian de él por rechazar la idea de que las leyes son generalizaciones. De acuerdo con ellos, las leyes no son generalizaciones, sino que éstas consisten, más bien, en *relaciones singulares* entre universales o propiedades naturales (DRETSKE, 1977; TOOLEY, 1977; ARMSTRONG, 1983). Ninguno de los análisis propuestos — ya sean *regularitivistas* o *necesitativistas* — se ha visto completamente libre de objeciones y dificultades y en la actualidad se continúa discutiendo acerca de ellos. De todos modos, si quisiéramos ubicar dentro de estos análisis a la elucidación clásica del concepto de ley científica (fundamental), diríamos que la propuesta de Hempel (y Oppenheim) se caracteriza por intentar defender una suerte de regularitivismo humeano, sin apelar a elementos psicológicos o epistémicos. Según vimos, Hempel pretende caracterizar las leyes considerando los enunciados generales mismos, y no lo que ellos expresan, como cierto tipo de regularidades, sin recurrir a una supuesta necesidad en la naturaleza, pero sin recurrir tampoco explícitamente a condiciones epistémicas, sino imponiendo sólo condiciones sintácticas y semánticas, si bien, de este modo, no parece poder distinguir de manera plenamente satisfactoria las generalizaciones legales (o regularidades nómicas) de las accidentales.

⁶ Para un estudio más detenido se puede consultar, p.e., Armstrong (1983) y van Fraassen (1989); ver también este último, Cartwright (1983, 2005) y Giere (1995) para posiciones escépticas acerca de cualquier noción de ley

3.3 Leyes en biología

Una vez expuesto, y discutido en general, el *concepto clásico de ley*, presentaremos aquí las *críticas* que se han realizado a la *idea de que en biología encontramos leyes* en ese sentido y dos *reacciones* que ha habido ante tales argumentos.

3.3.1 Argumentos en contra de la existencia de leyes en biología

3.3.1.1 Smart y la universalidad

La argumentación de Smart (1963) consta de los siguientes pasos. Primero, da una caracterización de un concepto que él denomina “ley en sentido estricto”, que se asume como aplicable a las leyes de la física y la química. Luego, analiza lo que habitualmente es presentado en biología como ejemplos de leyes en función de si poseen las mismas características que las leyes de las disciplinas anteriormente mencionadas. Por último, concluye que en biología no hay leyes (“en sentido estricto”), sino, a lo sumo, generalizaciones (empíricas, no legales), debido a que los ejemplos por él investigados de supuestas leyes biológicas no comparten tales características.

Smart caracteriza el concepto de ley en sentido estricto, de un modo que se corresponde básicamente con la elucidación clásica del concepto de *ley fundamental* presentada en la sección anterior: *leyes en sentido estricto* son proposiciones “universales, en el sentido en que se supone que se aplican en todo tiempo y espacio y que pueden ser expresadas en perfectos términos generales, sin hacer uso de nombres propios o de una referencia tácita a nombres propios” (SMART, 1963, p. 53).

Para averiguar si en la biología hay proposiciones que cumplen la caracterización antes dada y pueden, entonces, ser llamadas “leyes en sentido estricto” (o fundamentales), Smart propone analizar lo que habitualmente es presentado en biología como ejemplos de leyes, tales como las denominadas “leyes de Mendel”. Nos invita a considerar primero la siguiente proposición que, dice, es una proposición que obviamente pertenece a la historia natural: “los ratones albinos siempre se reproducen puros”. De esta proposición afirma que, si bien es general en el sentido del lógico, no es una ley en sentido estricto, pues conlleva la referencia implícita a una entidad particular, a saber: la Tierra, ya que el término “ratones” denota una especie de animales determinada, cuya definición requiere la referencia a nuestro planeta (SMART, 1963, p. 53-54). Aun cuando — continúa Smart (1963, p. 54) — redefinamos el término “ratón” sin hacer referencia a la Tierra, sino mediante una serie de propiedades A_1, A_2, \dots, A_n sólo poseídas por ratones entre los animales de este planeta, es muy probable que la proposición de que todos los que posean esas propiedades y sean albinos también se reproduzcan puros sea falsa. En algún planeta perteneciente a una estrella remota podría haber una especie de animales con tales propiedades, que sean albinos, pero que no se reproduzcan puros. En dicho

caso, tal proposición ya no sería universalmente verdadera y, por lo tanto, no tendría un alcance ilimitado; de lo cual concluiríamos que no nos encontramos ante una ley en sentido estricto (o fundamental).

Si dirigimos luego nuestra atención a las consideradas leyes de la genética, tales como las denominadas “leyes de Mendel”, ocurre no sólo que no tenemos ninguna certeza de su validez fuera del restringido ámbito espacial de la Tierra, sino que aun aquí en nuestro planeta nos encontramos con excepciones. Según Smart, ni siquiera las poblaciones terrestres segregan perfectamente de acuerdo con la denominada “ley de la segregación mendeliana” y esto “por una multitud de razones, de las cuales la más importante es el fenómeno de entrecruzamiento” (SMART, 1963, p. 55-56). La ley de la segregación mendeliana, supuesta ley fundamental de la genética, no es, por lo tanto, una ley en sentido estricto.

3.3.1.2 Beatty y la necesidad

Otro argumento en contra de la existencia de leyes en biología, muy discutido en los últimos tiempos, está basado en la llamada “tesis de la contingencia evolutiva” y presupone un análisis modal del concepto de ley (“ley natural” o “ley de la naturaleza”) en términos de necesidad nómica o natural. Según dicho análisis, para que un enunciado sea considerado una ley, éste debería expresar algo más que una regularidad verdadera, esto es, no basta ser, además de universal, verdadero contingentemente, sino que debería poseer necesidad natural (o nómica). Sin embargo, sostiene Beatty (1981, 1987, 1995, 1997), las generalizaciones del mundo viviente son de dos tipos: o bien “son sólo generalizaciones matemáticas, físicas o químicas (o consecuencias deductivas de generalizaciones matemáticas, físicas o químicas más condiciones iniciales)” (BEATTY, 1995, p. 46), o bien “generalizaciones distintivamente biológicas” (BEATTY, 1995, p. 47); si son generalizaciones del primer tipo, éstas no pueden ser consideradas leyes de la biología; mientras que si son del segundo, éstas describen resultados contingentes de la evolución y, de este modo, carecen de *necesidad natural* o *nómica* y por lo tanto no deberían ser consideradas leyes de la naturaleza.

Beatty — mediante la elaboración de una tesis sostenida por Gould (1989) — distingue dos sentidos de “contingencia” evolutiva, es decir, dos sentidos en los que los agentes de la evolución pueden romper las reglas así como hacerlas y en los que la naturaleza *fails to necessitate* la verdad de las generalizaciones biológicas: a) el sentido más débil — que Carrier (1995) denomina de la “contingencia simple” —, concerniente a la dependencia de las generalizaciones biológicas de las circunstancias en general, según el cual “las condiciones que llevan a la predominancia evolutiva de un rasgo particular dentro de un grupo particular pueden cambiar, de forma tal que la predominancia del rasgo decline” (BEATTY, 1995, p. 53), tiene como fuentes la mutación, la selección natural en ambientes

cambiantes y la deriva al azar de las frecuencias génicas en poblaciones pequeñas y/o entre genotipos relativamente equivalentes — entre otros —; y b) el sentido más fuerte — denominada “contingencia de alto nivel” por Carrier (1995) —, concerniente a la falla de las circunstancias de determinar inequívocamente el resultado, según el cual todas las generalizaciones describen estados de cosas “contingentes”, ya que la “evolución puede llevar a resultados diferentes desde el mismo punto de partida, aun cuando estén operando las mismas presiones selectivas” (BEATTY, 1995, p. 57), debido a distintas razones, entre las que se encuentran la llamada mutación “por azar” o “*random*” (la probabilidad de ocurrencia de una mutación no es en ningún modo proporcional a la ventaja que ella confiere), la “equivalencia funcional” (hay muchas maneras diferentes de adaptarse a un medio cualquiera) y la deriva por azar de las frecuencias génicas en pequeñas poblaciones.

Esta tesis de la contingencia evolutiva (TEC), sostiene Beatty, se relaciona a su vez con otros temas de la filosofía de la biología, a partir de los cuales obtiene apoyo y adquiere sentido: los ideales explicativos de la biología, especialmente el “pluralismo teórico”, y la naturaleza de las controversias en biología, específicamente las controversias de “significatividad relativa”. De acuerdo con Beatty, el pluralismo teórico, según el cual “*distintos ítems del mismo dominio requieren explicaciones en términos de teorías o mecanismos diferentes*” (BEATTY, 1995, p. 65), es característico de la biología, en oposición al monismo teórico de la tradición newtoniana, que busca explicar un dominio de fenómenos en términos de tan pocos mecanismos diferentes como sean posibles, y en el mejor de los casos un único mecanismo. Para Beatty también son características de la biología las disputas de “significatividad relativa”, en donde lo que está en cuestión es el alcance de aplicabilidad de una teoría dentro de un dominio, su dominio pretendido, esto es, la proporción de fenómenos dentro del dominio que la teoría describe correctamente, y no si el mecanismo o teoría es la descripción correcta (BEATTY, 1995, p. 75).

Según Beatty, los ejemplos de pluralismo teórico y de controversias de significatividad relativa que aparecen en todos los niveles de investigación en biología dan apoyo a la TEC en el siguiente sentido: ya que las contingencias de la historia evolutiva excluyen (imposibilitan) la existencia de leyes en biología, no es sorprendente que un biólogo esté más interesado en el *alcance de aplicabilidad* de una teoría dentro de su dominio pretendido que en su posible *universalidad* dentro de ese dominio, y que, al no esperar generalizaciones universales que valgan dentro de un dominio, los biólogos esperan en su lugar valerse de una pluralidad de teorías para cubrirlo.

3.3.2 En defensa de la existencia de leyes en biología

3.3.2.1 Ruse, Munson y Carrier sobre Smart y Beatty

Una estrategia posible en contra de tal argumentación consiste en cuestionar el análisis que Smart realiza de los ejemplos seleccionados. Este camino es seguido, por ejemplo, por Ruse (1970) y Munson (1975). Ambos señalan que el enunciado “los ratones albinos siempre se reproducen puros” no constituye de ninguna manera algo que pudiera presentar algún biólogo o genetista como ley, en sentido estricto o fundamental. Según Ruse, tal enunciado, en caso de ser considerado como una ley, habría de serlo, más bien, como una ley derivada, obtenida a partir de las leyes fundamentales “los genes albinos son recesivos” y la ley de la segregación de Mendel — que, de acuerdo con la formulación que él da, “establece que cuando dos organismos se cruzan, cada uno contribuye a la descendencia con sólo uno de los genes del par presente en cada *locus* particular, y que, considerado con respecto a ese *locus* solamente, la probabilidad de que sea transmitido a la descendencia uno u otro de los genes del par es exactamente la misma” —, ninguna de las cuales hace referencia, explícita o implícita, a la Tierra. Por otro lado, Ruse añade que ninguna definición de un grupo de organismos (especie) necesita hacer referencia, ni siquiera implícitamente, a la Tierra, y que en la práctica ninguna definición haría tal referencia (RUSE, 1970, p. 246).

Para Munson, por su parte, el error que comete Smart al considerar el enunciado “los ratones albinos siempre se reproducen puros” es el de confundir una instancia de ley con la ley misma: tal enunciado es en realidad una instancia del principio mendeliano que afirma que “todo organismo diploide, homocigótico con relación a un carácter recesivo, se reproduce puro”, en cuya formulación no se hace referencia, explícita o implícita, a ninguna especie o gen particular, y que no sólo es lógicamente general, sino también irrestricto espacio-temporalmente (MUNSON, 1975, p. 445).

Además, tanto para Ruse como para Munson la de la segregación mendeliana, que es universal en su forma, no hace referencia explícita o implícita a objetos particulares (como ser la Tierra), es irrestricta espacio-temporalmente y no contiene otros términos que no sean generales, es decir, satisface todos los requisitos que, según Smart, debe de satisfacer un enunciado para ser denominado “ley en sentido estricto”.

En cuanto al señalamiento de la existencia de excepciones a tal ley, Ruse señala que la ley de la segregación no es la ley que requiere ser modificada debido a la existencia de excepciones, sino otra de las leyes atribuidas a Mendel, a saber: la ley de la transmisión independiente, y esto no debido al “entrecruzamiento” (*crossing-over*), sino debido a otro fenómeno conocido como “enlace” (*linkage*). Además, Ruse señala que si bien es cierto que habría excepciones a la ley de la segregación, particularmente debidas a la existencia de genes extra-cromosómicos, estas excepciones formarían una proporción muy pequeña de la totalidad de los casos analizados por la genética, de todos modos

no mayor que la que uno encuentra en la mayoría de las leyes físicas (RUSE, 1970, p. 243-244).

Por otro lado, hemos visto que la tesis de la contingencia evolutiva, que encuentra apoyo y adquiere sentido a través del “pluralismo teórico” y las disputas de “significatividad relativa”, es suficiente para Beatty para negar que las generalizaciones biológicas sean leyes. Pero, aun cuando admite no saber si hay leyes físicas o químicas, concede que es posible que las generalizaciones físicas o químicas, que son verdaderas de los mundos viviente y no-viviente, sean contingentes, quizás no evolutivamente contingentes, sino “cosmológicamente”. De hecho, como señala Carrier (1995), la tesis de la contingencia evolutiva no parece ser exclusiva de la biología en ninguno de los dos sentidos, ya sea el más débil o el más fuerte. En relación con el sentido más débil, resultados concretos obtenidos sobre la base de todas las leyes científicas dependen fuertemente de las condiciones iniciales y de contorno que han sido escogidas. Respecto del sentido más fuerte, la ocurrencia de cambios al azar, que tornan no predictivas a las explicaciones evolutivas, es una situación que también está presente en la mecánica cuántica (donde es imposible predecir fenómenos cuánticos; sólo pueden ser predichas medias y frecuencias relativas de los valores medidos). Más aún, el “pluralismo teórico” y las controversias de “significatividad relativa” son más comunes en la física que lo que Beatty piensa y, de este modo, no son sólo características de la biología.

3.3.2.2 Brandon, Sober y Elgin sobre leyes biológicas no-empíricas o a priori

Otra estrategia utilizada para defender la existencia de leyes o principios en biología — o de enunciados que, no ajustándose a la elucidación clásica del concepto de ley, cumplen en la biología roles equivalentes a los que tradicionalmente se les adjudican a las leyes, como por ejemplo el de ser explicativas — consiste en distinguir dos tipos de generalizaciones: las empíricas — eventualmente no universales y contingentes o de necesidad nómica limitada — y las no-empíricas — pero explicativas —, y en sostener que al menos algunas (de las) leyes biológicas (más fundamentales) o principios son del segundo tipo. Esta es la estrategia seguida por autores como Brandon (1978, 1997), Sober (1984, 1993, 1997) y Elgin (2003).

De acuerdo con el primero (BRANDON, 1978, 1997), las generalizaciones de este tipo son leyes esquemáticas o esquemas de ley que carecen de contenido empírico por sí mismas, es decir, que no poseen contenido empírico biológico, sino que son más bien matemáticas aplicadas a problemas biológicos y, en ese sentido, analíticas, pero que constituyen principios organizativos de las teorías empíricas de las que provienen, jugando un rol esencial en todas las explicaciones que proporcionan dichas teorías. Pero si estas generalizaciones carecen de contenido empírico en tanto esquemas de ley, no ocurre lo mismo con sus supuestos de aplicabilidad ni con sus instanciaciones,

que son empíricos. Brandon (1997) recomienda lo que denomina el “conservadurismo lingüístico”, consistente en mantener la caracterización clásica de ley y en reconocer que otras cosas distintas a las leyes así caracterizadas pueden tener poder explicativo, ya sean regularidades empíricas pero contingentes o generalizaciones no-empíricas (citando como ejemplos de este último tipo al principio de selección natural, a la ley de Hardy-Weinberg y a la explicación de Galton de regresión al medio).

En distintos trabajos, Sober (1984, 1993, 1997) ha argumentado que el proceso de la evolución está gobernado por modelos —tales como el teorema fundamental de la selección natural de Fisher, el modelo de Kimura de la evolución neutral o la ley de Hardy-Weinberg— que, mientras que constituyen leyes de procesos —caracterizadas por ser generalizaciones cualitativas que soportan contrafácticos y que describen relaciones causales y explicativas, diciendo cómo los sistemas de tipo especificado se desarrollan en el tiempo, y gobernando así las trayectorias de las poblaciones, al describir la probabilidad de distribución de los estados que el sistema pudiera ocupar alguna cantidad fijada de tiempo posterior—, pueden ser conocidos como verdaderos *a priori*, independientemente de la experiencia sensible (SOBER, 1984, p. 65; SOBER 1997, p. S458-S459).

Sin embargo, a pesar de que las proposiciones de los modelos matemáticos de la biología evolutiva son *a priori*, Sober (1984, 1993) enfatiza tanto su carácter no trivial como de ser revisables a la luz de la experiencia, e.e. de ser contrastables empíricamente, y en este sentido su carácter empírico, aun en el caso de que sean concebidas como tautologías —ya sea por ser verdades matemáticas o, como en una de las interpretaciones habituales del principio de la selección natural, que él rechaza (SOBER, 1984, p. 74; SOBER, 1993, p. 69-73), por constituir definiciones, pues saber si se cumplen las condiciones estipuladas por el modelo propuesto, e.e., determinar si el modelo se aplica o no, o si hay entidades que se ajusten a la supuesta definición proporcionada por éstas (SOBER, 1984, p. 81), es una cuestión empírica (SOBER, 1993, p. 16, 18, 73).

En esa misma línea de pensamiento, sostiene que, incluso cuando una generalización utilizada en una explicación pudiera ser una verdad matemática, “[l]a explicación *como un todo* es empírica, a causa de *otros* de sus componentes” (SOBER, 1984, p. 79), pues, como nos enseñan Duhem y Quine, “aserciones altamente teóricas resultan en predicciones observacionales sólo cuando son asociadas con supuestos adicionales [...] [lo que] muestra porqué puede ser difícil ver si una aserción teórica es contrastable empíricamente, ya que no se puede determinar esto examinando la afirmación de manera aislada” (SOBER, 1984, p. 73).

Por otro lado, Sober (1997) plantea una manera de transformar —mediante la explicitación de la cláusula *ceteris paribus* o, como habría que denominarla siguiendo a (Joseph 1980), *ceteris absentibus* implícitos en los modelos evolutivos— las generalizaciones biológicas contingentes en leyes no-contingentes (SOBER, 1997, p. S459-461), relacionando así, mediante cierta “formulación apropiada”, la idea de leyes biológicas (de proceso) a

priori — o enunciados generales “del tipo ‘si/entonces” (SOBER, 1993) — con la tesis de la contingencia evolutiva planteada por Beatty. Para ello, en primer lugar, propone representar la tesis de la contingencia evolutiva planteada por Beatty de la siguiente manera (SOBER, 1997, p. S460):

$$I \rightarrow [si\ P\ entonces\ Q]$$

t_0 t_1 t_2

en donde **I** es el conjunto de condiciones iniciales contingentes obtenidas en un tiempo determinado (t_0), que causa una generalización que es verdadera durante algún período temporal posterior (de t_1 a t_2). Debido a que la generalización es verdadera sólo a causa de que se obtuvo **I**, podríamos decir que la generalización es contingente. “Sin embargo”, continúa Sober, “hay *otra* generalización que sugiere este escenario, y dista de ser claro que *esta* generalización sea contingente. Esta generalización tendrá la siguiente forma lógica:

(L) Si **I** se obtiene en un tiempo, entonces la generalización [si **P** entonces **Q**] valdrá después”. (SOBER, 1997, p. S460.)

Podríamos decir, utilizando la terminología de Schaffner (1980, 1993), que este expediente permite “congelar” los accidentes “históricos” en “universalidad nómica”,⁷ aunque a priori.

Por último, basándose en los análisis realizados por Sober (1997) y tomando como ejemplo a la ley de Hardy-Weinberg, Elgin (2003) también ha sostenido en un artículo reciente la existencia de leyes biológicas a priori. Su argumentación consiste en mantener que generalizaciones biológicas no-empíricas o a priori “figuran en explicaciones y predicciones en biología de un modo similar a como lo hacen las leyes físicas en explicaciones y predicciones en física” y que, mientras se suele acordar en el debate sobre las leyes de la naturaleza “que las leyes deben ser empíricas y universales”, “o bien tenemos que apegarnos al requisito empírico y decir que tales generalizaciones biológicas a priori no son leyes de la naturaleza o bien tomamos tales generalizaciones biológicas a priori como evidencia de que el requisito empírico es demasiado fuerte. Yo favorezco lo último. Una de las implicaciones de abandonar este requisito es que la biología posee leyes” (ELGIN, 2003, p. 1381).

4 Las concepciones semánticas de las teorías

Comenzando con el trabajo de J.C.C. McKinsey, E. Beth y J. von Neumann desarrollado entre los años treinta y cincuenta, se extiende y acaba imponiéndose en general,

⁷ Para una mayor discusión del tratamiento que realiza Schaffner de la accidentalidad y/o de la necesidad, así como de otros aspectos de la propuesta de este autor, puede consultarse Lorenzano (2012).

hacia fines de los setenta y en los ochenta, una nueva caracterización de las teorías científicas, denominada *concepción semántica de las teorías* (también llamada *modelo-teórica*, *semanticista* o *modelista*). Esta nueva concepción es desarrollada, entre otros, por los respectivos seguidores de los autores arriba aludidos, P. Suppes, B. van Fraassen y F. Suppe, además de R.N. Giere, en los Estados Unidos; M.L. Dalla Chiara y G. Toraldo di Francia, en Italia; M. Przełcki y R. Wójcicki, en Polonia; G. Ludwig, en Alemania; N.C.A. Da Costa, en Brasil; y la concepción estructuralista de las teorías, iniciada en los Estados Unidos por un estudiante de Suppes, J. Sneed, y desarrollada en Europa, principalmente en Alemania, por aquel que reintrodujera la filosofía analítica en general y la filosofía de la ciencia en particular en los países de habla alemana y demás países de Europa Central luego de la Segunda Guerra Mundial, W. Stegmüller, y sus discípulos C.U. Moulines y W. Balzer, y por J.A. Díez, J.L. Falguera, A. García de la Sienra, M. Casanueva, C. Lorenzano y P. Lorenzano, entre otros, en Iberoamérica, constituyendo una verdadera *familia*, con distintas versiones que comparten algunos elementos generales.

El slogan del enfoque semántico es el siguiente: presentar una teoría no es presentar una clase de axiomas, presentar una teoría es presentar una clase de modelos. Un modelo, en su acepción informal mínima, es un sistema o estructura que pretende representar, de manera más o menos aproximada, un “trozo de la realidad”, constituido por entidades de diverso tipo, que *realiza* una serie de afirmaciones, en el sentido de que en dicho sistema “pasa lo que las afirmaciones dicen” o, más precisamente, las afirmaciones son verdaderas en dicho sistema. Por ejemplo, si tomamos la segunda ley de Newton, hay varios sistemas o “trozos de realidad” en los que es verdadera (por ejemplo, un cuerpo cayendo en la superficie terrestre, un planeta girando en torno al sol, un péndulo, etc.). Esta idea intuitiva se puede precisar de diversos modos, siendo el más usual el correspondiente a la teoría de modelos.

Puesto que la noción de modelo es una noción fundamentalmente semántica (algo es modelo de una afirmación si la afirmación es *verdadera* de ello), y que su análisis más habitual lo efectúa la teoría de modelos, se denomina *concepción semántica*, *modelo-teórica*, *semanticista* o *modelista* a este nuevo enfoque que enfatiza la importancia de los modelos en el análisis de la ciencia; contrariamente, la concepción clásica es calificada de *sintáctica* por su caracterización de las teorías como conjuntos de enunciados y por su énfasis general en los aspectos lingüístico-sintácticos. El slogan mencionado expresa por tanto el carácter distintivo frente a la concepción sintáctica clásica.

Esta opción no supone, ni pretende, prescindir de los enunciados o, en general, de las formulaciones lingüísticas; no pretende que los recursos lingüísticos son superfluos para la caracterización metateórica de las teorías. Por supuesto que para determinar o definir una clase de modelos hace falta un lenguaje. Los modelos, en la medida en que en el análisis metateórico se determinen explícita y precisamente, se determinan dando una serie de axiomas, principios o leyes, esto es, mediante enunciados. Nadie pretende negar tal cosa. Lo único que se pretende es que los conceptos relativos a modelos son

más provechosos para el análisis filosófico de las teorías científicas, de su naturaleza y funcionamiento, que los relativos a enunciados; que la naturaleza, función y estructura de las teorías se comprende mejor cuando su caracterización, análisis o reconstrucción metateórica se centra en los modelos que determina, no en un particular conjunto de axiomas o recursos lingüísticos mediante los que lo hace.

El enfoque semántico, que enfatiza la referencia explícita a los modelos, más que a los enunciados, puede parecer una mera revisión del enfoque sintáctico propio de la concepción clásica. Es efectivamente una revisión, pues pretende expresar más adecuadamente una idea ya contenida en la concepción anterior, aunque insatisfactoriamente expresada. Pero no es una mera revisión, si con ello se quiere sugerir que se trata de una revisión sin importancia. En cuanto conceptualización más satisfactoria de una idea esencialmente correcta, pero insatisfactoriamente conceptualizada con anterioridad, ejemplifica el tipo de progreso al que se puede aspirar en filosofía.

Hasta aquí la motivación y justificación del cambio de estrategia que caracteriza a las concepciones semánticas. En cuanto al desarrollo de esta estrategia, cada miembro de la familia lo hace de un modo específico, no sólo técnicamente, sino que también difieren en cuestiones filosóficas fundamentales. No comparten pues una serie de tesis filosóficas sustantivas (más que las generales relativas a la estructura y naturaleza de las teorías científicas), sino un modo y un marco en el que plantear los problemas filosóficos. Lo mismo ocurría en el seno de la concepción heredada, donde el acuerdo general sobre el enfoque axiomático era compatible con diferencias radicales en temas filosóficos sustantivos, como el del realismo, la explicación o la causalidad. Sin embargo, a pesar de sus diferencias, las diversas caracterizaciones de la noción de teoría que se hacen dentro de la familia semántica tienen algunos elementos comunes:

1. Una teoría se caracteriza en primer lugar, como hemos visto, por determinar un conjunto de modelos; presentar-identificar una teoría es presentar-identificar la familia de sus modelos característicos. La determinación de los modelos se realiza mediante una serie de principios o leyes. Las leyes se deben entender, por tanto, como definiendo una clase de modelos: “ x es un modelo de la teoría... $syss_{def}$ $_{(...x...)}$ ”, donde $_$ expresa las leyes en cuestión. Que esto sea una definición, que las leyes definan los modelos, no significa, por supuesto, que una teoría sea una definición, o que sea verdadera por definición, o cosas parecidas; sólo significa que las leyes determinan qué entidades son las que se comportan de acuerdo con la teoría.
2. Una teoría no sólo determina, a través de sus leyes, una clase de modelos. Si sólo hiciera eso, poco tendríamos. Ya sabemos, p.e., qué es en abstracto un sistema mecánico. ¿Qué hacemos sólo con ello? Nada, ya que definimos los sistemas mecánicos para algo más, quizás, p.e., para explicar el comportamiento del par de objetos Tierra-Luna. Una teoría determina una clase de modelos para algo:

para dar cuenta de ciertos datos, fenómenos o experiencias correspondientes a determinado ámbito de la realidad. Parte de la identificación de la teoría consiste entonces en la identificación de esos fenómenos empíricos de los que pretende dar cuenta.

3. Una vez identificados los modelos teóricos abstractos y los fenómenos empíricos de los que se pretende dar cuenta, tenemos lo esencial de la teoría. Lo que hace la teoría es definir los modelos con la pretensión de que representan adecuadamente los fenómenos, e.e., con la pretensión de que los sistemas que constituyen los fenómenos de los que queremos dar cuenta están entre los modelos de la teoría; en términos tradicionales, que tales fenómenos concretos satisfacen las leyes de la teoría, que se comportan como las leyes dicen. Esta pretensión se hace explícita mediante un acto lingüístico o proposicional, mediante una *afirmación*, la afirmación o aserción “empírica” de la teoría. La aserción empírica afirma que entre los sistemas empíricos de los que queremos dar cuenta y los modelos determinados por las leyes se da cierta relación. Esta relación puede ser de diversos tipos, más fuertes o más débiles, según las versiones. Puede ser de identidad o de isomorfismo o de aproximación o de subsunción o de similaridad. Lo esencial es que la aserción empírica expresa la pretensión de que nuestra teoría representa adecuadamente la “realidad”, e.e., que nuestros modelos se “aplican bien” a los sistemas a explicar.

Las distintas concepciones semánticas de las teorías se han intentado aplicar al análisis específico de diferentes teorías científicas particulares, dentro de las cuales podemos contar varias pertenecientes al ámbito de las ciencias biológicas, biomédicas y bioquímicas.⁸ Dichos análisis, a su vez, se realizan tanto mediante un uso intuitivo, informal o lato como sistemático de las herramientas conceptuales de tales metateorías para el esclarecimiento de algún aspecto o problema vinculado con (alguna(s) de) las conceptualizaciones o teorizaciones pertenecientes a esos campos científicos.

5 La noción de ley fundamental en la concepción estructuralista de las teorías

En apartados anteriores, primero expusimos y analizamos la elucidación clásica del concepto de ley y después vimos la discusión que ha habido en el ámbito de la filosofía de la biología acerca de la existencia de leyes en esa disciplina, articulada en torno a las temáticas de la universalidad, la necesidad y el carácter a priori de dichas leyes. En esta sección trataremos de mostrar cómo son susceptibles de ser abordadas esas cuestiones mediante la noción de ley fundamental propuesta en el marco de la

⁸ Para una presentación, y evaluación, concisa de algunas de las reconstrucciones de teorías en biología realizadas mediante la utilización tanto de la concepción clásica como de las distintas variantes semanticistas, ver Krohs (2004, 2005).

concepción estructuralista de las teorías científicas — también llamada *concepción estructural*, *estructuralismo metateórico*, y, menos usualmente, *estructuralismo alemán* (REDMAN, 1989) o *escuela estructuralista alemana* (SUÁREZ; CARTWRIGHT 2008).⁹

Como vimos en la sección 3, a pesar de los sucesivos y renovados esfuerzos realizados, todavía no disponemos de un concepto satisfactorio de ley científica, e.e. de un conjunto adecuado de condiciones necesarias y suficientes precisas como criterio para que un enunciado sea considerado una “ley”. Más aún, “[e]s probable que ningún conjunto tal de condiciones pueda ser alguna vez encontrado que pareciera como satisfactorio para todos, ya que la noción de ley es una noción fuertemente histórica, dependiente de la disciplina” (BALZER; MOULINES; SNEED, 1987, p. 19). Por ello es que, dentro de la tradición estructuralista, cuando se discuten los criterios para que un enunciado sea considerado como una ley fundamental de una teoría, se tiende a hablar más bien de “condiciones necesarias” (STEGMÜLLER, 1986), de “condiciones necesarias débiles” (BALZER; MOULINES; SNEED, 1987) o, mejor aún, sólo de “«síntomas», algunos incluso formalizables” (MOULINES, 1991), aunque “en cada caso particular de reconstrucción de una teoría dada, parece, por regla general, ser relativamente fácil concordar, en base a consideraciones informales o semiformales [...], en que un determinado enunciado debe tomarse como ley fundamental de la teoría en cuestión” (MOULINES, 1991, p. 233).

En la literatura estructuralista, se suelen mencionar cuatro criterios como condiciones necesarias, condiciones necesarias débiles o “síntomas” para ser ley fundamental¹⁰: 1) el carácter arracimado o sinóptico, 2) que valga en todas las aplicaciones intencionales de la teoría, 3) el carácter cuasi-vacuo (empíricamente) y 4) el papel sistematizador.

- 1) Este criterio ha recibido distintas formulaciones, algunas más fuertes que otras. De acuerdo con la más fuerte de ellas, “cualquier formulación correcta de la ley debería incluir necesariamente *todos* los términos relacionales (e implícitamente también todos los conjuntos básicos) y, por tanto, en definitiva, *todos los conceptos*

⁹ Ver Balzer, Moulines & Sneed (1987) para una presentación completa, o Díez & Lorenzano (2002a) para una presentación sucinta, de esta concepción metateórica. Dentro de la familia de concepciones semánticas, la concepción estructuralista es la que ofrece un análisis más detallado de la estructura fina de las teorías, a través tanto del tratamiento de una mayor cantidad de elementos como de una mejora en el de los previamente identificados, al mismo tiempo que la que más atención ha dedicado al análisis y reconstrucción de teorías científicas particulares y la que mayores frutos ha dado en la clarificación de los problemas conceptuales y en la explicitación de los supuestos fundamentales de teorías científicas concretas. En palabras de Nancy Cartwright, quien resume las dos ventajas relativas de la metateoría estructuralista respecto de otras propuestas semánticas: “Los estructuralistas alemanes indudablemente ofrecen el tratamiento más satisfactoriamente detallado y bien ilustrado de la estructura de las teorías científicas disponible” (CARTWRIGHT, 2008, p. 65). Para una presentación y comparación de las distintas concepciones semánticas, ver Lorenzano (2013) e Ariza, Lorenzano e Adúriz-Bravo (2016). Para una bibliografía (casi) completa hasta el año 2012, desde y sobre la concepción estructuralista, ver Diederich, Ibarra e Mormann (1989, 1994) e Abreu, Lorenzano e Moulines (2013).

¹⁰ Para un tratamiento actualizado de la noción de ley fundamental en la concepción estructuralista de las teorías que justamente toma en cuenta lo discutido más adelante sobre la necesidad e incorpora explícitamente un quinto criterio, la fuerza modal, ver Lorenzano (2014-2015, esp. p. 54-55).

fundamentales que caracterizan dicha teoría” (MOULINES, 1991, p. 234), mientras que en las formulaciones más débiles no se exige que en las leyes fundamentales ocurran todos los conceptos fundamentales, sino sólo “varias de las magnitudes” (STEGMÜLLER, 1986, p. 23), “diversas funciones” (STEGMÜLLER, 1986, p. 93), “posiblemente muchos conceptos teóricos y no-teóricos” (STEGMÜLLER, 1986, p. 386), “casi todos” (BALZER; MOULINES; SNEED, 1987, p. 19) o “al menos dos” (STEGMÜLLER, 1986, p. 151). En cualquiera de sus formulaciones, nos permite diferenciar las leyes fundamentales de las “meras” caracterizaciones de los conceptos individuales (o inclusive de posibles leyes especiales), en las que ocurren los términos de manera aislada.

- 2) Este criterio permitiría discriminar las leyes fundamentales de las leyes especiales, que, aunque sinópticas, sólo son válidas en algunas, pero no en todas, las aplicaciones de la teoría. Según él, no es necesario que las leyes fundamentales de las teorías posean un alcance ilimitado, se apliquen en todo tiempo y lugar y tengan como universo de discurso algo así como una “gran aplicación”, que constituye un modelo único o “cósmico” (STEGMÜLLER, 1979; MOSTERÍN, 1984), sino que basta que se apliquen a sistemas empíricos parciales y bien delimitados (el conjunto de aplicaciones intencionales). De hecho, como ya vimos (sección 3), sólo las leyes fundamentales de algunas teorías cosmológicas, que son aplicables al modelo cósmico, y las leyes de la “gran teoría unificada” o de la “teoría del todo”, en caso de existir, o, quizás, de la “teoría de cuerdas” o “de supercuerdas”, son universales en ese sentido. Sin embargo, esta no es la situación habitual. Las leyes de la física normalmente se aplican a sistemas físicos y bien delimitados (el conjunto de aplicaciones intencionales), y no al modelo cósmico. Y lo mismo que se afirma para la física vale para la ciencia empírica en general. De las leyes fundamentales, entonces, no se afirma que valen en todo tiempo y lugar, sino más bien en todos los modelos de la teoría, y se suponen válidas en todas las aplicaciones (propuestas o intencionales) de ella, mientras que las leyes más específicas se aplicarían a dominios más restringidos.
- 3) Este “síntoma” se refiere al hecho de que las leyes fundamentales son altamente abstractas, esquemáticas, lo suficientemente vacías y con ocurrencia esencial de términos propios, distintivos, dependientes de la teoría (llamados “*T*-teóricos”) como para resistir cualquier posible refutación, pero que, sin embargo, adquieren contenido empírico específico (y la posibilidad de ser contrastadas) a través de un proceso no-deductivo conocido con el nombre de “especialización” (MOULINES, 1991). Dicho proceso, por medio del cual se obtienen las leyes más específicas, llamadas “especiales”, a partir de una(s) pocas) ley(es) fundamental(es) de una teoría, consiste en la introducción de ulteriores restricciones, constricciones o especificaciones a (algunos de los componentes de) dicha(s) ley(es), de forma tal

de irse concretando progresivamente en direcciones diversas, hasta desembocar finalmente en las llamadas “especializaciones terminales”, en donde todos sus componentes se encuentran especificados.¹¹ Moulines propone la denominación de “empíricamente irrestrictos” (1978/1982, p. 96) para este tipo de enunciados que, por un lado, son irrefutables o empíricamente vacuos, pero que, por otro lado, lo son en un sentido distinto a los ejemplos paradigmáticos de enunciados analíticos, tales como “Todos los solteros son no casados”. Debido a este peculiar carácter de las leyes fundamentales, también se ha sugerido considerarlas como un tipo particular de enunciados “cuasi-analíticos” o “sintéticos a priori”, pero con una noción relativizada de a priori. Esa última noción la encontramos en algunos de los epígonos de Kant, dentro de los que se podrían mencionar a Cassirer (1910) — quien, teniendo presente la distinción kantiana entre principios a priori *constitutivos* y *regulativos*, propone reemplazar lo a priori constitutivo de Kant por un ideal puramente regulativo, ideal sobre el que volveremos más adelante — y en autores como Reichenbach (1920) — que rechaza la idea de juicios sintéticos a priori, en donde lo a priori es absolutamente fijo e irrevisable, incorporado de una vez y para siempre en nuestras capacidades cognitivas fundamentales, pero acepta una concepción *relativizada* y *dinámica* de éste, que cambia y se desarrolla junto con el desarrollo de los principios pertenecientes a las ciencias matemática y física mismas, manteniendo la función constitutiva característicamente kantiana de estructurar y enmarcar al conocimiento empírico natural mediante tales principios, tornándolo así posible. La noción propuesta por Reichenbach es retomada y desarrollada de modo más cercano por Friedman (1993, 1994, 1997, 2000, 2002, 2004) y mencionada por Kuhn (1993), además de desarrollada por él (Kuhn 1962/1970, 1974a, 1974b, 1976, 1983a, 1983b, 1989a, 1990), en una línea de pensamiento muy cercana a la de la concepción estructuralista. Uno de los componentes esenciales de los paradigmas o matrices disciplinares a las “generalizaciones simbólicas”, que “según el análisis de Stegmüller [...] no son sino las *leyes fundamentales* del llamado ‘núcleo estructural’ de una teoría” (MOULINES, 1978/1982, p. 89). Debido a que las generalizaciones simbólicas parecen poseer rasgos de enunciados tanto analíticos como sintéticos, además de ser “constitutivas” *de las teorías* a las que pertenecen (KUHN, 1976, p. 189) y “necesarias” *en ese contexto* (KUHN, 1983b, p. 566-567; KUHN, 1989a, p. 22 n. 19; KUHN, 1990, p. 317 n. 17), a diferencia de las

¹¹ Las diversas posibilidades de especialización pueden ser realizadas parcial o totalmente, de manera aislada o conjuntamente. Una especialización en la que hayan sido realizados totalmente los distintos tipos de especificación se denomina “especialización terminal” o “ley especial terminal”. Y son las “aserciones empíricas” asociadas a dichas especializaciones las que en todo caso serían contrastadas (dirigiéndoles “los dardos del *modus tollens*”) y evaluadas, e.e. aceptadas o rechazadas, por constatar, o no, que los sistemas empíricos considerados cumplen con lo planteado por las especializaciones terminales propuestas. En caso de que éstas “salgan airosas” de la contrastación, e.e. de que las especificaciones introducidas resulten ser las apropiadas, se dice que las aplicaciones pretendidas devienen “exitosas” y de este manera que los sistemas empíricos devienen “modelos” de la teoría.

formas simbólicas o leyes específicas que no son constitutivas de las teorías en las que figuran y que “son todas [...] totalmente contingentes” (1983b, p. 566), Kuhn las llega a caracterizar como cuasi-analíticas (KUHN, 1974a, p. 304, n. 14; KUHN, 1976, p. 198, n. 9) y finalmente como sintéticas a priori (KUHN, 1989a, p. 22, n. 19; KUHN, 1990, p. 317 n. 17). Del mismo modo podrían caracterizarse a las leyes fundamentales de la metateoría estructuralista.¹²

- 4) El último de los “síntomas” podría entenderse como estableciendo que las leyes fundamentales posibilitan incluir dentro de una misma teoría diversas aplicaciones a distintos sistemas empíricos, al proveer una guía y un marco conceptual para la formulación de otras leyes (las denominadas “especiales”) que, como vimos más arriba, introducen restricciones adicionales respecto de las leyes fundamentales y se aplican así a los sistemas empíricos en particular. Merced entonces al proceso de “especialización”, que estructura a las teorías de un modo fuertemente jerárquico, y a la obtención de aplicaciones “exitosas”, se consiguen integrar los distintos sistemas empíricos, “modelos” o “ejemplares” bajo una misma conceptualización, en donde la(s) ley(es) fundamental(es) ocupan un lugar central. Usualmente, hay una única ley fundamental “en la cúspide” de la jerarquía y una serie de leyes más especiales con distintos grados de “concreción”, “especificación” o “especialización”. Además, en tanto que las leyes fundamentales, por un lado, son cuasi-vacuas, afirmando que se dan ciertas relaciones entre sus componentes, pero dejando indeterminados a dichos componentes hasta que se llevan a cabo las correspondientes especializaciones, y que, por el otro, funcionan heurísticamente como guías o reglas para la formulación de leyes especiales progresivamente más restrictivas, parecen poseer en tanto principios “un valor no *constitutivo*, sino meramente *regulativo*” (KANT, 1781/1787, A 180/B 223), y en ese sentido también encontrarse con la línea de pensamiento de Cassirer (1910). Al funcionar, entonces, regulativamente, las leyes fundamentales determinan en gran medida (algunas de) las acciones que llevan a cabo los científicos durante el desarrollo de su práctica. Esta manera de entender el componente “a priori” de las leyes podría ponerse en relación con otro de los modos en que se ha entendido la noción de “a priori constitutivo” (y no “meramente regulativo”), a saber: como una idea pragmática de constitución, tal como se encuentra originalmente en los pragmatistas, en Kuhn (1962/1970, 1989a, 1990) y que actualmente defienden autores como Richardson (2002). La idea es que lo que los principios a priori constituyen son las *prácticas científicas*, determinando en gran medida (algunas de) las acciones que llevan a cabo los científicos durante el desarrollo de su práctica, en particular, como habíamos señalado, la especialización, pero también otras tradicionalmente reconocidas

¹²Ver Lorenzano (2008a), para distintos sentidos en que puede entenderse la noción de a priori constitutivo y su vinculación con la discusión acerca de las leyes y teorías científicas.

por la filosofía de la ciencia, y estrechamente vinculadas con ella, tales como la contrastación de hipótesis y la explicación.

Pero veamos ahora brevemente cómo se relaciona esta noción de ley fundamental con las discusiones acerca de la universalidad, necesidad y el carácter a priori de las leyes de la biología presentes en los apartados anteriores.

5.1 Universalidad, necesidad y aprioricidad de las leyes de la biología

“Cuando los filósofos discuten leyes de la naturaleza hablan en términos de universalidad y necesidad”, escribe uno de los más importantes representantes de la familia semanticista, a la cual pertenece la concepción estructuralista, Bas van Fraassen (1989, p. 1). Los dos argumentos presentados en contra de la existencia de leyes biológicas se refieren precisamente a su falta de universalidad y necesidad. Como hemos visto, sin embargo, con estos criterios parece que no sólo deberían ser descartadas como tales las leyes biológicas, sino también las más respetables leyes físicas. De hecho, debido a la falta de criterios no problemáticos para las leyes de la naturaleza, van Fraassen (1989) propone que dispensemos de esa categoría. Su crítica al concepto de necesidad natural o nómica y su consecuente escepticismo respecto de la noción de ley de la naturaleza es compartido por otros autores, tales como Swartz (1995). Aceptar esto, sin embargo, no implica para ellos que no haya ecuaciones fundamentales o principios básicos de teorías que de hecho estructuren la práctica científica real; excepto que éstas, en oposición a las *leyes de la naturaleza*, son concebidas como *leyes científicas* (SWARTZ, 1995) o *leyes de los modelos* (VAN FRAASSEN, 1989, 1993). Tales leyes no son concebidas como regularidades empíricas que gobiernan el mundo natural que nos rodea, independientemente de si los seres inteligentes poseen o no conocimiento de esas regularidades o de si ha sido desarrollada una representación simbólica apropiada o no para al menos algunas de esas regularidades, sino como creaciones humanas, e.e., como regularidades del mundo natural (o, mejor aún, del *mundo modelado*) conocidas por nosotros y que han sido puestas en formas simbólicas apropiadas y han sido adoptadas en nuestro esfuerzo colectivo por explicar, predecir y controlar dicho mundo. Así es que, en esa línea, nos hemos concentrado en las leyes científicas o de la ciencia, presentando la elucidación que la concepción estructuralista de las teorías efectúa del concepto de ley (científica) fundamental y que en lo que sigue, correspondientemente, discutiremos el estatus de las leyes de la biología o de las ciencias biológicas.

Primero, consideremos la condición de *universalidad*. Para la concepción estructuralista, así como para las otras versiones de la familia semanticista, no es necesario que las leyes fundamentales de las teorías posean un alcance ilimitado, se apliquen en todo tiempo y lugar y tengan como universo de discurso algo así como una “gran aplicación”, que constituye un modelo único o “cósmico”; de ellas se requiere, antes bien, que valgan en *todos aquellos ámbitos en donde se supone se aplica la teoría*, e.e. en *todas*

las aplicaciones propuestas o intencionales de la teoría. Y lo mismo ocurre con las leyes de las ciencias biológicas. La mayoría de las teorías científicas (biológicas incluidas) poseen leyes de distintos grados de generalidad dentro del mismo marco conceptual, con una única ley fundamental “en la cúspide” de la jerarquía — que no vale en todo tiempo y lugar, sino más bien en todos los modelos de la teoría, y se supone válida en todas las aplicaciones intencionales de ella — y una serie de leyes más especiales — que se aplican a un dominio más restringido — con distintos grados de “concreción”, “especificación” o “especialización”.

En relación con la temática referida a la necesidad, podría sostenerse que la noción estructuralista de ley fundamental es neutral respecto de la disputa en torno a la naturaleza de las leyes — hasta donde sé esto no ha sido tratado en la literatura estructuralista, si bien diremos algo más adelante al respecto — y, así, compatible con distintas maneras de analizar los conceptos de accidentalidad y de necesidad natural o nómica. En particular, la noción estructuralista es compatible con la posición que plantea — en la línea señalada anteriormente de restringir nuestro análisis a las leyes científicas o de la ciencia y de acuerdo con las consideraciones de Kuhn introducidas más arriba — que, por lo que concierne a la noción de *necesidad*, cuando ésta es empleada, no lo es para atribuir necesidad *natural*, sino a lo sumo — siguiendo también a van Fraassen (1977, 1989, 1993) y a Swartz (1995) — *necesidad de los modelos* determinados por las leyes fundamentales. En ese sentido, las leyes fundamentales de las respectivas teorías biológicas deben considerarse como *necesarias en su ámbito de aplicación*, aun cuando por fuera de dicho ámbito — que incluye a (la conceptualización de) los procesos que dieron origen a los sistemas empíricos que lo conforman — no deba ser así.

El aspecto anterior se encuentra en estrecha relación con el carácter no-empírico o a priori que poseen (al menos algunas de) las leyes de la biología de acuerdo con los análisis presentados en la sección 3.3.2.2. A nuestro entender, este carácter podría ser mejor concebido como “cuasi-vacuo” o “empíricamente irrestricto” en el sentido anteriormente señalado, en lugar de como “no-empírico”, compartiendo así sus leyes fundamentales dicha característica con leyes fundamentales de otras disciplinas científicas, tales como la física. De este modo, también consideramos que, en caso de querer continuar utilizando una terminología de larga tradición en la filosofía, es más adecuado concebirlas como enunciados “sintéticos a priori”, pero con el *a priori relativizado a las teorías* para las cuales las leyes en cuestión son fundamentales — siendo así, como vimos, constitutivas de dichas teorías, de sus conceptos *T*-teóricos y de (ciertas) prácticas asociadas a ellas, así como también, quizás, regulativas de tales prácticas —, en vez de como enunciados “analíticos” o “a priori” entendido como opuesto a empírico. El carácter de “no-empíricas” o “a priori” que creen percibir los autores allí mencionados parece deberse al hecho de que las consideran con independencia de su aspecto aplicativo, e.e. con independencia de la evaluación respecto de su adecuación empírica a los sistemas a los que se pretenden aplicar, suponiendo entonces que, en caso de que

se satisfagan las condiciones o constricciones que establecen, se cumplirán en toda una serie de sistemas las relaciones que ellas formulan, pero sin determinar aún en cuál sistema empírico particular son efectivamente satisfechas: en la "teoría" o en el "modelo (matemático)" establecido "funcionan" bien, son "verdaderas", "sólo" resta averiguar si (alguna parcela d)el "mundo" (y cuál) se comporta de acuerdo con ellas, e.e. si se aplican (y dónde) exitosamente. Además, no todas las leyes indicadas por ellos parecen poder ser vistas como las leyes fundamentales de las correspondientes teorías en las que figuran. Aquellas que no lo son (como estaríamos dispuestos a afirmar de la ley de Hardy-Weinberg, siguiendo en ello a van Fraassen 1987, p. 110), deberían ser consideradas como leyes especiales y, así, no como "cuasi-vacuas" o "empíricamente irrestrictas" ni como "sintéticas a priori". Más aún, en la sección siguiente profundizaremos en el examen del ejemplo mencionado, examen que, por otro lado, exige tener claramente identificada a la teoría en la que ocurre la ley de Hardy-Weinberg. Así, veremos cómo la *ley de concordancia poblacional* explicitada en la reconstrucción de la *genética clásica de poblaciones* se ajusta a la noción la ley fundamental discutida en la sección anterior y cómo la ley de Hardy-Weinberg puede ser obtenida a partir de la especialización de aquélla.

Para concluir esta sección, quisiéramos retomar brevemente la problemática de la *naturaleza de las leyes*. Como habíamos mencionado, ninguna de las principales alternativas contemporáneas sobre esta problemática carece de objeciones y dificultades y en la actualidad se continúa discutiendo acerca de ellas. Con todo, si igualmente quisiéramos ubicar dentro de estos análisis a la *elucidación estructuralista del concepto de ley científica fundamental*, diríamos que esta propuesta, *al menos del modo en que aquí fue caracterizada*, parecería abogar por una suerte de *regularitivismo humeano, que apela a elementos epistémicos, pragmáticos y/o contextuales*. Según vimos, de acuerdo con esta elucidación, podríamos decir que determinados enunciados constituyen cierto tipo de regularidades, si, siendo aceptados por la comunidad científica respectiva, además de poseer determinadas características, juegan determinado papel en el marco o contexto de alguna teoría científica, e.e., si, siendo aceptados por cierta comunidad científica, poseen carácter arracimado o sinóptico, valen en todas las aplicaciones intencionales, tienen carácter cuasi-vacuo y cumplen un papel sistematizador, todo ello sin recurrir a una supuesta necesidad en la naturaleza, sino más bien presuponiendo necesidad en los modelos por ellos determinados.

Sin embargo, debido a que, como señalamos con anterioridad la noción estructuralista de ley fundamental es neutral, así como también la concepción estructuralista de las teorías en general, respecto de la disputa en torno a la naturaleza de las leyes, pues en su discusión se dirimen cuestiones filosóficas globales sustantivas muy problemáticas, tales como las del realismo, la modalidad, los universales y la relación entre epistemología y metafísica, entre otras, y el estructuralismo metateórico *como tal* sólo se compromete con un tipo de tesis filosóficas sustantivas, a saber: aquellas generales relativas a la

estructura y naturaleza de las teorías científicas, pero no necesariamente con otras, es perfectamente compatible abrazar el estructuralismo metateórico, y aun aceptar la elucidación presentada del concepto de ley científica fundamental, pero intentar argumentar de manera independiente a favor de un *regularitivismo no-humano* o *realista* o, incluso, de un *necesitativismo* o *universalismo* del tipo que fuere, o de intentar proponer un tratamiento filosófico de las *leyes naturales* o *de la naturaleza* y no sólo de las leyes científicas o de la ciencia. Pero, está claro, también lo es con el regularitivismo de corte humano aludido más arriba.

6 Leyes y teorías en biología: el caso de la genética clásica de poblaciones

Aquí discutiremos la problemática de las teorías y las leyes en biología, en el marco de la concepción estructuralista de las teorías científicas y de su noción de ley fundamental, a la luz de un análisis propuesto de la genética clásica de poblaciones y de su ley fundamental (LORENZANO, 2008b, 2014).¹³ La elección de este caso se basa en varias razones. Una de ellas es que diversos autores han tratado de reconstruir dicha teoría, ya sea desde alguna variante informal de la concepción clásica (RUSE, 1973) como desde alguna de las versiones de la concepción semántica (THOMPSON, 1983, 1989, 2007; LLOYD, 1984, 1988). Otra es que también se ha sostenido la centralidad de dicha teoría en el ámbito de la biología, ya sea porque constituye el núcleo de la teoría de la evolución o bien porque constituye una parte central, o se ha incorporado a, o mantiene cierta relación esencial con, ésta, al menos desde el desarrollo de la denominada “síntesis” (HUXLEY, 1942) entre la teoría de la evolución por selección natural y la genética clásica, que tuviera lugar durante las décadas de 1930 y 1940, y su análisis se torna así necesario para la comprensión de la teoría de la evolución. Por último, una de sus leyes, la ley o principio de Hardy-Weinberg, es una de las leyes traídas a colación cuando se discute la existencia de leyes en biología, siendo incluso, para algunos, la ley fundamental de la genética (clásica) de poblaciones (ver sección 3.3.2.2.).

6.1 La genética clásica de poblaciones y su ley fundamental

La genética de poblaciones se suele caracterizar como el estudio del origen y la dinámica de la variación genética dentro de las poblaciones o bien, equivalentemente, como el estudio del cambio en la composición (o en la estructura) genética de las poblaciones,

¹³Para un análisis de la teoría genética clásica, pero no de poblaciones, ver Lorenzano (1995, 1997, 2000, 2002), Balzer & Lorenzano (2000), y para un análisis similar al realizado aquí de las leyes de dicha teoría, con la identificación de su ley fundamental y la obtención de las llamadas “leyes de Mendel” como especializaciones de dicha ley, ver Lorenzano (2006a, 2007a, 2007b, 2008a). Para un análisis acorde con el aquí realizado, pero de la ley fundamental de la teoría de la evolución por selección natural de Darwin, el llamado “principio de selección natural”, ver Ginnobili (2007a, 2007b, 2015) e Díez & Lorenzano (2013, 2015, 2017).

de generación en generación, o sea, a lo largo del tiempo. A través del cruzamiento de los individuos de una población, y de la ulterior producción de la siguiente generación, se puede ver afectada la composición genética de la población de la cual ellos son miembros. Muchos factores pueden afectar la transmisión y el cambio de la estructura genética de una población. Tales cambios constituyen la “evolución” de una población. En la literatura se suelen mencionar cuatro factores evolutivos o fuerzas evolutivas (las “causas” de los cambios): la migración, la mutación, la selección y la deriva génica. Por otro lado, los individuos de una población poseen ciertos rasgos, caracteres o características, que nos permiten identificarla y que, a través del cruzamiento de los individuos de la población, se distribuyen en la siguiente generación de cierta manera — dada en forma de razones numéricas o frecuencias relativas. Estas razones numéricas o frecuencias relativas en la distribución de esos rasgos, caracteres o características en las sucesivas generaciones constituyen, básicamente, aquello que nos permite contrastar la genética (clásica) de poblaciones (es decir, su “base (empírica) de contrastación”), al mismo tiempo que, dicho de otro modo, expresar aquellos fenómenos empíricos de los que la teoría pretende dar cuenta o explicar. Por último, se supone cierto tipo de relación — que denominaremos de “determinación” — entre la composición genética de los individuos de las poblaciones y sus rasgos, caracteres o características — relación de “determinación” que podría llegar a depender no sólo de la composición genética, sino también del ambiente en el cual se desarrollan los individuos de la población.¹⁴

La ley fundamental de la genética clásica de poblaciones determina el modo de “dar cuenta” de las distribuciones de los rasgos, caracteres o características en las sucesivas generaciones, estableciendo que, dadas poblaciones — con cierta distribución de características (fenotipos) y cierta distribución de factores o genes (genotipos) y en donde se da cierta relación entre características (fenotipos) y genes (fenotipos) —, que se cruzan y dejan descendencia (generaciones siguientes) — que posee cierta distribución de características (fenotipos) y cierta distribución de genes (genotipos), dados ciertos factores evolutivos, y en donde se da cierta relación entre características (fenotipos) y genes (genotipos) —, tiene lugar cierta *concordancia* (ya sea exacta — o ideal — o aproximada)¹⁵ entre las distribuciones de las características (fenotipos) (frecuencias relativas) y las distribuciones de genes (genotipos) postuladas teóricamente (probabilidades esperadas o teóricas) en la descendencia (generaciones siguientes), dadas determinadas relaciones entre genes (genotipos) y características (fenotipos) (de expresión de genes con distintos grados de dominancia o epistasis).

¹⁴Si se considera conveniente tomar en cuenta el ambiente, éste podría incorporarse sin dificultades al análisis aquí presentado.

¹⁵*Idealmente* exacta, en el caso en que no se consideren los rasgos de aproximación que la genética clásica de poblaciones contiene al igual que prácticamente todas las teorías empíricas, o bien sólo *aproximada*, de forma tal que, de acuerdo con algún procedimiento estadístico, por ejemplo, las distancias entre los coeficientes que representan una distribución teórica y los de las frecuencias relativas no rebasen una ϵ dada.

Esta ley, que en analogía con el nombre ya utilizado para la ley fundamental de la genética clásica (pero no de poblaciones) denominaremos “ley de concordancia poblacional”, aunque no formulada explícitamente en la literatura genética, subyace de manera implícita a las formulaciones habituales de esta teoría, sistematizándola, dotando de sentido a la práctica de los genetistas poblacionales y unificando los distintos modelos heterogéneos bajo una y la misma teoría.

Podemos ver fácilmente que en la propuesta ley de concordancia poblacional podemos identificar los elementos presentes en las leyes fundamentales señalados en la sección 5.

En primer lugar, la ley de concordancia poblacional se distingue como una ley *sinóptica*, al conectar de un modo inseparable los términos más importantes de la genética clásica de poblaciones en una “gran” fórmula. Allí figuran tanto los propios o distintivos de la genética, los *genético-teóricos* — los conjuntos de los factores o genes (genotipo), el conjunto de factores evolutivos, las distribuciones de probabilidad de los genes en la descendencia y las relaciones postuladas entre los genes y las características — como los que no lo son, los *genético-no-teóricos*, más accesibles empírica o independientemente — los individuos (progenitores y descendientes) y poblaciones (progenitoras y descendientes), el conjunto de las características, la asignación de características a los individuos y a las poblaciones y de descendientes a los progenitores y las frecuencias relativas de las características observadas en la descendencia.

Por otro lado, la ley de concordancia poblacional es *altamente esquemática y general*, y posee *tan poco contenido empírico* que resulta *irrefutable* (carácter “cuasi-vacuo”). Pues, si la frecuencia relativa de las características se determina empíricamente y la distribución de los genes se postula hipotéticamente, chequear que los coeficientes en la distribución de características y de genes en la descendencia son (aproximadamente) iguales, sin introducir restricciones adicionales de ningún tipo, consiste en una tarea “de lápiz y papel” y no involucra ningún tipo de trabajo empírico. Sin embargo, como sucede con toda ley fundamental, a pesar de ser ella misma irrefutable, provee un marco conceptual dentro del cual pueden formularse leyes especiales, cada vez más específicas (y de ámbito de aplicación más limitado) hasta llegar a las “terminales”, cuyas asepciones empíricas asociadas pueden ser vistas como hipótesis particulares contrastables y, eventualmente, refutables.

Además, podríamos afirmar que esta ley fue *aceptada* implícitamente *como válida en todas las aplicaciones de la teoría* por la comunidad de genetistas de poblaciones, que la tuvo como trasfondo general a partir del cual corregir las hipótesis teóricas propuestas y llevar a cabo análisis particulares de las distintas distribuciones de características encontradas, proporcionándoles así una *guía para la investigación y el tratamiento específico* de esas diversas situaciones empíricas (carácter “sistematizador”).

La presencia de todos estos elementos en la ley de concordancia poblacional justifican entonces que ésta, como toda ley fundamental, sea considerada como “*sintética a priori*”,

en el sentido *relativizado, constitutivo y regulativo* examinado más arriba: *relativizado* a la genética clásica de poblaciones, *constitutivo* de la teoría en cuestión, así como también de sus conceptos *genético clásico de población*-teóricos y de ciertas prácticas asociadas con dicha teoría, y *regulativo*, nuevamente, de tales prácticas.

El rol primario de la ley de concordancia poblacional fue el de guiar el proceso de especialización, determinando los modos en que ella se debe especificar para obtener leyes especiales. De acuerdo con ella, para contrastar las hipótesis teóricas avanzadas y dar cuenta de las distribuciones de las características parentales en la descendencia, debe especificarse: a) el número de pares de genes involucrados, b) el modo en que se relacionan los genes con las características — teniendo dominancia completa o incompleta, codominancia o epistasia, según sea el caso —, c) el número de factores evolutivos a ser tenidos en cuenta, d) la naturaleza de los factores evolutivos a ser tenidos en cuenta (si migración, mutación, selección y/o deriva génica), y e) la forma en que se distribuyen los genotipos parentales en la descendencia (o sea, el modo en que cambia la composición genética de las poblaciones parentales).

Las diversas posibilidades de especialización pueden ser realizadas parcial o totalmente, de manera aislada o conjuntamente. Cada especificación establecería condiciones que, frente a ciertas situaciones o sistemas particulares considerados, podrían ser calificadas como de “más realistas”.

La habitualmente llamada “ley de Hardy-Weinberg”, que en su formulación estándar establece que, si se considera un único gen con sólo dos alelos, A y a , se puede demostrar matemáticamente que las frecuencias, o proporciones relativas, de los alelos A y a en la población no cambiarán de una generación a otra, luego de la segunda generación (o, lo que es lo mismo, que el reservorio génico estará en un estado estacionario — en un equilibrio — con respecto a estos alelos), si se cumplen ciertas condiciones.¹⁶

De hecho, se puede mostrar que, partiendo de la ley de concordancia poblacional, podemos obtener la ley de Hardy-Weinberg si llevamos a cabo especificaciones adecuadas del tipo a), c), d) y e). Así, su “deducción” sólo tiene lugar si se añaden una serie de supuestos (premisas) adicionales. Además, en dicha “deducción” no son llevadas a cabo todas las especificaciones; en particular, no se especifica el modo en que los factores se vinculan con las características, razón por la cual, si bien es una especialización, la ley de Hardy-Weinberg no puede ser considerada una “especialización terminal”. Más aún, en esta ley no encontramos ninguna de las condiciones necesarias o “síntomas” señaladas en la sección 5 (a saber: tener carácter sinóptico, validez en todas las aplicaciones intencionales de la teoría, carácter cuasi-vacuo y papel sistematizador). De este modo,

¹⁶ A saber: 1) que los organismos de la población sean diploides; 2) que la reproducción sea sexual; 3) que las generaciones no se superpongan, e.e. que los individuos pertenezcan a distintas generaciones no se crucen o apareen; 4) que el cruzamiento o apareamiento entre individuos sea al azar, o sea, azaroso o aleatorio; 5) que el tamaño de la población sea muy grande (al menos lo suficientemente grande como para que se apliquen las leyes de la probabilidad); 6) que la migración sea negligible; 7) que la mutación pueda ser ignorada; y 8) que la selección natural no afecte a los alelos en cuestión.

está claro que la ley de Hardy-Weinberg no debería ser considerada la ley fundamental de la genética clásica de poblaciones.

Referências bibliográficas

ABREU, C.; LORENZANO, P.; MOULINES, C.U. Bibliography of Structuralism III (1995-2012, and Additions). *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 3, n. 2, p. 1-36, Abr. 2013.

ALLÉN, S. (Ed.). Possible worlds in humanities, arts, and sciences. In: NOBEL SYMPOSIUM, 65., 1986, Berlin. *Proceedings...* Berlin: Nobel Symposium, 1989.

ARIZA, Y.; LORENZANO, P.; ADÚRIZ-BRAVO, A. Meta-Theoretical Contributions to the Constitution of a Model-Based Didactics of Science. *Science & Education*, v. 25, n. 7-8, p. 747-773, Oct. 2016.

ARMSTRONG, D. M. *What is a Law of Nature?* Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

AYER, A. J. What Is a Law of Nature? *Revue Internationale de Philosophie*, v. 36, p. 144-165, 1956. Reimpresso em Ayer (1963), p. 209-234. Tradução espanhola: “¿Qué es una ley de la naturaleza?”, em Ayer (1966), p. 255-85.

AYER, A. J. *The Concept of a Person*. New York: St. Martin's Press, 1963. Tradução espanhola AYER, A. J. *El concepto de persona*. Barcelona: Seix Barral, 1966.

BALZER, W.; LORENZANO, P. The Logical Structure of Classical Genetics. *Journal for General Philosophy of Science*, v. 31, n. 2, p. 243-266, Dec. 2000.

BALZER, W.; MOULINES, C. U.; SNEED, J. D. *An architectonic for science: the structuralist program*. Dordrecht: D. Reidel, 1987. Tradução espanhola BALZER, W.; MOULINES, C. U.; SNEED, J. D. *Una arquitectura para la ciencia: el programa estructuralista*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, no prelo.

BALZER, W.; SNEED, J. D.; MOULINES, C. U. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000.

BEATTY, J. What's wrong with the received view of evolutionary theory? In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1980 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1981. p. 397-426. v. 2.

BEATTY, J. On behalf of the semantic view. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 1, p. 17-23, Jan. 1987.

BEATTY, J. The evolutionary contingency thesis. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. p. 45-81.

BEATTY, J. Why Do Biologists Argue Like They Do? *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S432-S443, Dec. 1997.

BOVENS, L.; HOEFER, C.; HARTMANN, S. (Ed.). *Nancy cartwright's philosophy of science*. New York: Routledge, 2008.

BRANDON, R. N. Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, v. 9, n. 3, p. 181-206, Sept. 1978.

BRANDON, R. N. Does biology have laws? The experimental evidence. *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S444-S457, Dec. 1997.

CARNAP, R. On the application of inductive logic. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 8, n. 1, p. 133-148, 1947.

CARNAP, R. The methodological character of theoretical concepts. In: FEIGL, H.; SCRIVEN, M. *The foundations of science and the concepts of psychology and psychoanalysis*. Minneapolis: University of Minnesota Press, c1956. p. 38-76. (Minnesota studies in the philosophy of science, v. 1). Tradução espanhola: "El carácter metodológico de los términos teóricos", em FEIGL; SCRIVEN (1967), p.53-93; em ROLLERI (1986), p.69-111; e em OLIVÉ; PÉREZ RANSANZ (1989), p.70-115.

CARNAP, R. *Introduction to symbolic logic and its applications*. New York: Dover, 1958.

CARNAP, R. *Philosophical foundations of physics: an introduction to the philosophy of science*. New York: Basic Books, 1966. Tradução espanhola CARNAP, R. *Fundamentación lógica de la física*. Buenos Aires: Sudamericana, 1969.

CARNAP, R.; HAHN, H.; NEURATH, O. *Wissenschaftliche Weltauffassung: der Wiener Kreis*. Wien: Artur Wolf Verlag, 1929. Tradução espanhola CARNAP, R.; HAHN, H.; NEURATH, O.; CARNAP, R. La concepción científica del mundo: el Círculo de Viena. *Redes*, v. 9, n. 18, p. 103-149, 2002.

CARRIER, M. Evolutionary change and lawlikeness: beatty on biological generalizations. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. p. 83-97.

CARTWRIGHT, N. *How the laws of physics lie*. Oxford: Clarendon Press, 1983.

CARTWRIGHT, N. (2005), "No God; No Laws", em SINDONI; MORIGGI (2005), p.183-190.

CARTWRIGHT, N. (2008), "Reply to Ulrich Gähde", em BOVENS, HOEFER; HARTMANN (2008), p.65-66.

CASSIRER, E. *Substanzbegriff und Funktionsbegriff: Untersuchungen über die Grundfragen der Erkenntniskritik*. Berlin: Bruno Cassirer, 1910.

CHISHOLM, R. M. The contrary-to-fact conditional. *Mind: a quarterly review of psychology and philosophy*, v. 55, n. 220, p. 289-307, 1946.

CONANT, J. e J. HAUGELAND (eds.)(2000), *The Road Since Structure: Philosophical Essays, 1970-1993, with An Autobiographical Interview*, Chicago: The University of Chicago Press. Tradução espanhola: CONANT, J. e J. HAUGELAND (eds.)(2002), *El camino desde la estructura. Ensayos filosóficos 1970-1993, con una entrevista autobiográfica*, Barcelona: Paidós.

DIEDERICH, W.; IBARRA, A.; MORMANN, T. Bibliography of structuralism. *Erkenntnis*, v. 30, n. 3, p. 387-407, May 1989.

DIEDERICH, W.; IBARRA, A.; MORMANN, T. Bibliography of structuralism II (1989-1994 and additions). *Erkenntnis*, v. 41, n. 3, p. 403-418, Nov. 1994.

DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. La concepción estructuralista en el contexto de la filosofía de la ciencia del siglo XX. In: DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Coord.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes, 2002a. p. 13-78.

DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Coord.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes, 2002b.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. Who Got What Wrong? Sober and F&PP on Darwin: Guiding Principles and Explanatory Models in Natural Selection. *Erkenntnis*, v. 78, n. 5, p. 1143-1175, Oct. 2013.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. Are Natural Selection Explanatory Models A Priori? *Biology & Philosophy*, v. 30, n. 6, p. 787-809, Nov. 2015.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. ¿Son a priori los modelos explicativos de la selección natural? *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 8, n. 1, p. 31-42, Oct. 2017.

DRETSKE, F. I. Laws of nature. *Philosophy of Science*, v. 44, n. 2, p. 248-268, Jun. 1977.

ELGIN, M. Biology and a priori laws. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 5, p. 1380-1389, Dec. 2003.

ERNST, G.; NIEBERGALL, K-G. *Philosophie der Wissenschaft: Wissenschaft der Philosophie*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag.

FAGOT-LARGEAULT, A.; RAHMAN, S.; TORRES, J. M. (Ed.). *The influence of genetics on contemporary thinking*. Dordrecht: Springer, 2007.

FRIEDMAN, M. Remarks on the history of science and the history of philosophy. In: HORWICH, P. (Ed.). *World changes: Thomas Kuhn and the nature of science*. Cambridge: MIT Press, 1993. p. 37-54.

FRIEDMAN, M. Geometry, convention, and the relativized a priori: Reichenbach, Schlick, and Carnap. In: SALMON, W; WOLTERS, G. (Ed.). *Logic, language, and the structure of scientific theories*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1994. p. 21-334.

FRIEDMAN, M. Philosophical naturalism. *Proceedings and Adresses of American Philosophical Association*, v. 71, n. 2, p. 7-21, 1997.

FRIEDMAN, M. Transcendental philosophy and a priori knowledge: a neo-Kantian perspective. In: BOGHOSSIAN, P.; PEACOCKE, C. *New essays on the a priori*. Oxford: Oxford University Press, 2000. p. 367-383.

FRIEDMAN, M. Kant, Kuhn, and the rationality of science. *Philosophy of Science*, v. 69, n. 2, p. 171-190, Jun. 2002.

FRIEDMAN, M. Carnap and the evolution of the a priori. In: AWODEY, S.; CARSTEIN, K. *Carnap brought home: the view from Jena*. Illinois: Carus, 2004. p. 101-116.

GIERE, R. N. The skeptical perspective: science without laws of nature. In: WEINERT, F. *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995. p. 120-138.

GINNOBILI, S. Darwinismo universal de dominio de aplicación restringido. In: MARTINS, L. A. P. et al. (Org.). *Filosofia e história da biologia*. São Paulo: Fundo Mackenzie de Pesquisa, 2007a. p. 427-443. v. 2. Seleção de Trabalhos do V Encontro de Filosofia e História da Biologia.

GINNOBILI, S. Hay lo que queda: sobre la presunta tautologicità de la selección natural. *Análisis Filosófico*, v. 27, n. 1, p. 75-89, mayo 2007b.

GINNOBILI, S. La ley fundamental de la teoría darwiniana de la selección natural. *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 6, n. 1, Oct. 2015.

GONZÁLEZ FERNAN, W. J. (Coord.). *Análisis de Thomas Kuhn: las revoluciones científicas*. Madrid: Trotta, 2004.

GOODMAN, N. The problem of counterfactual conditionals. *Journal of Philosophy*, v. 44, n. 5, p. 113-128, Feb. 1947. Tradução espanhola GOODMAN, N. Los condicionales contrafácticos. *Cuadernos de Epistemología*, v. 12, 1965.

GOODMAN, N. *Fact, fiction, and forecast*. 4th ed. Cambridge: Harvard University Press, 1983.

HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. Studies in the logic of explanation. *Philosophy of Science*, v. 15, n. 2, p. 135-175, Apr. 1948. Reimpresso em HEMPEL (1965). p. 245-290. Tradução espanhola HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. La lógica de la explicación. In: HEMPEL, C. G. *La explicación científica: estudios sobre la filosofía de la ciência*. Buenos Aires: Paidós, 1979. p. 247-294.

HEMPEL, C. G. *Aspects of scientific explanation, and other essays in the philosophy of science*. New York: Free Press, 1965. Tradução espanhola HEMPEL, C. G. *La explicación científica: estudios sobre la filosofía de la ciencia*. Buenos Aires: Paidós, 1979.

HENKIN, L.; SUPPES, P.; TARSKI, A. (Ed.). *The axiomatic method*. Amsterdam: North-Holland, 1959.

HORWICH, P. (Ed.). *World Changes: Thomas Kuhn and the nature of science* Cambridge: MIT Press, 1993.

HUME, D. *A treatise of human nature*. Cheapside: John Noon, 1739-1740. 3 v.

HUME, D. *An enquiry concerning human understanding*. London: A. Millar, 1748.

HUXLEY, J. *Evolution, the modern synthesis*. London: G. Allen & Unwin, 1942. Tradução espanhola HUXLEY, J. *La evolución: síntesis moderna*. Buenos Aires: Losada, 1946.

JOSEPH, G. The many sciences and the one world. *The Journal of Philosophy*, v. 77, n. 12, p. 773-791, Dec. 1980.

KANT, I. *Kritik der reinen Vernunft*. Darmstadt: WBG, 1983. Publicado originalmente em 1781.

KITCHER, P.; SALMON, W. C. (Ed.). *Scientific Explanation*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1989. (Minnesota studies in the philosophy of science; v. 13).

KROHS, U. *Eine Theorie biologischer Theorien: status und gehalt von funktionsaussagen und informationstheoretischen modellen*. Berlin: Springer, 2004.

KROHS, U. Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen. In: KROHS, U.; TOEPFER, G. (Ed.). *Philosophie der Biologie: eine einföhrung*. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 2005. p. 304-321.

KROHS, U.; TOEPFER, G. *Philosophie der Biologie: eine einführung*. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 2005

KUHN, T. S. *The structure of scientific revolutions*. 2.ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970. Tradução espanhola KUHN, T. S. *La estructura de las revoluciones científicas*. México: Fondo de Cultura Económica, 1971.

KUHN, T. S. Second thoughts on paradigms. In: SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. p. 459-482. Tradução espanhola: "Segundas reflexiones acerca de los paradigmas", em Suppe (1979), p.509-533; *Segundos pensamientos sobre paradigmas*, Madrid: Tecnos, 1978; e "Algo más sobre paradigmas", em Kuhn (1977), p.317-343.

KUHN, T.S. (1974b), "Discussion [on Second Thoughts on Paradigms, and other papers of the conference]", em Suppe (1974c), p.295-297, 369-370, 373, 409-412, 454-455, 500-517 *passim*. Tradução espanhola: "Discusión sobre Segundas reflexiones acerca de los paradigmas y otros artículos del simposio", em Suppe (1979), p.336-337, 414-415,419, 458-462, 503-505, 551-569 *passim*.

KUHN, T. S. Theory change as structure-change: comments on the sneed formalism. *Erkenntnis*, v. 10, n. 2, p. 179-199, Jul. 1976. Tradução espanhola KUHN, T. S. El cambio de teoría como cambio de estructura: comentarios sobre el formalismo de Sneed. *Teorema*, v. 7, n. 2, p. 141-166, 1977; em ROLLERI, 1986. p. 251-274; em CONANT; HAUGELANG, 2002, P.211-232.

KUHN, T. S. *The essential tension: selected studies in scientific tradition and change*. Chicago: University of Chicago Press, 1977. Tradução espanhola KUHN, T. S. *La tensión esencial: estudios selectos sobre la tradición y el cambio en el ámbito de la ciência*. México: Fondo de Cultura Económica, 1982.

KUHN, T.S. Commensurability, comparability, communicability. In: ASQUITH, P. D.; NICKLES, T. (Ed.). *Proceedings of the 1982 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1983a. p. 669-688. v. 2. Tradução espanhola em KUHN,1989b, p.95-135; e em CONANT; HAUGELAND, 2002, p.47-75.

KUHN, T. S. Rationality and theory choice. *The Journal of Philosophy*, v. 80, p. 563-570, 1983b. Tradução espanhola em CONANT; HAUGELAND, 2002, p.247-255.

KUHN, T. S. Possible worlds in history of science. In: Allén, S. (Ed.). *Possible worlds in humanities, arts, and sciences: proceedings of Nobel Symposium 65*. Berlin: W. de Gruyter, 1989a. p. 9-32. Tradução espanhola em CONANT; HAUGELAND, 2002. p.77-112.

KUHN, T. S. *¿Qué son las revoluciones científicas? y otros ensayos*. Barcelona: Paidós, 1989b.

KUHN, T. S. Dubbing and redubbing: the vulnerability of rigid designation. In: SAVAGE, C. W. *Scientific theories*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1990. p. 298-318. Tradução espanhola KUHN, T. S. Doblaje y redoblaje: la vulnerabilidad de la designación rígida. In: Gonzalez, W. J. (Ed). *Análisis de Thomas Kuhn: las revoluciones científicas*. Madrid: Trotta, 2004. p.105-133.

KUHN, T. S. *The road since structure: philosophical essays, 1970-1993, with an autobiographical interview*. Chicago: University of Chicago Press, 2000. Tradução espanhola KUHN, T. S. *El camino desde la estructura: ensayos filosóficos, 1970-1993, con una entrevista autobiográfica*. Barcelona: Paidós Ibérica, 2001.

KUHN, T. S. Afterwords. In: HORWICH, P. *World changes: Thomas Kuhn and the nature of science*. Cambridge: MIT Press, 1993. p. 311-341. Tradução espanhola Epílogo. In: CONANT, J.; HAUGELAND, J. (Eds.). *El camino desde la estructura*. Paidós: Barcelona, 2002. p. 267-299.

KYBURG, H. *Philosophy of science: a formal approach*. New York: Macmillan, 1968.

LEWIS, D. K. *Counterfactuals*. Cambridge: Harvard University Press, 1973.

LEWIS, D. New work for a theory of universals. *Australasian Journal of Philosophy*, v. 61, n. 4, p. 343-377, Dec. 1983.

LINDENMAYER, A.; SIMON, N. The Formal Structure of Genetics and the Reduction Problem. In: ASQUITH, P. D.; GIÉRE, R. N. (Ed.). *Proceedings of the 1980 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1980. p. 160-170. v. 1.

LLOYD, E. A. A semantic approach to the structure of population genetics. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 2, p. 242-264, Jun. 1984.

LLOYD, E. A. *The structure and confirmation of evolutionary theory*. New York: Greenwood Press, 1988.

LORENZANO, P. *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Frankfurt am Main: Peter Lang, 1995.

LORENZANO, P. Hacia una reconstrucción estructural de la genética clásica y de sus relaciones con el mendelismo. *Episteme: Filosofia e História das Ciências em Revista*, v. 3, n. 5, p. 89-117, 1997.

LORENZANO, P. Classical genetics and the theory-net of genetics. In: BALZER, W.; MOULINES, C. U.; SNEED, J. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000. p. 251-284.

LORENZANO, P. La teoría del gen y la red teórica de la genética. In: DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, 2002b. p. 285-330.

LORENZANO, P. Fundamental laws and laws of biology. In: ERNST, G.; NIEBERGALL, K. G. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006a. p. 129-55.

LORENZANO, P. Leyes fundamentales y leyes de la biología. *Scientiae Studia: Revista Latino-Americana de Filosofía e História da Ciência*, v. 5, n. 2, p. 185-214, abr./jun. 2007a.

LORENZANO, P. The influence of genetics on philosophy of science: classical genetics and the structuralist view of theories. In: FAGOT-LARGEAULT, A.; TORRES, J. M.; RAHMAN, S. (Ed.). *The influence of genetics on contemporary thinking*. Dordrecht: Springer, 2007b. p. 99-115.

LORENZANO, P. Lo a priori constitutivo y las leyes (y teorías) científicas. *Revista de Filosofía*, v. 33, n. 2, p. 21-48, 2008a.

LORENZANO, P. Bas van Fraassen y la ley de Hardy-Weinberg: una discusión y desarrollo de su diagnóstico. *Principia*, v. 12, n. 2, p. 121-154, 2008b.

LORENZANO, P. The Semantic Conception and the Structuralist View of Theories: A Critique of Suppe's Criticisms. *Studies in History and Philosophy of Science*, v. 44, n. 4, p. 600-607, Dec. 2013.

LORENZANO, P. Kenneth Schaffner, las teorías de alcance intermedio y la concepción estructuralista de las teorías. In: PERIS-VIÑÉ, L.M. (Ed.). *Filosofía de la Ciencia en Iberoamérica: Metateoría estructural*. Madrid: Tecnos, 2012, pp. 318-346.

LORENZANO, P. What is the Status of the Hardy-Weinberg Law within Population Genetics? In: GALAVOTTI, M.C.; NEMETH, E.; STADLER, F. (Eds.). *European Philosophy of Science – Philosophy of Science in Europe and the Viennese Heritage, Vienna Circle Institute Yearbook*, v. 17. Dordrecht: Springer, 2014. p. 159-172.

LORENZANO, P. Principios-guía y leyes fundamentales en la metateoría estructuralista. *Cuadernos del Sur*, v. 43-44, p. 35-74, 2014-2015.

MACKIE, J. L. The Direction of Causation. *Philosophical Review*, v. 75, p. 441-466, 1966.

- MARTINS, L. A. P. et al. (Ed.). *Filosofia e história da biologia*. São Paulo: Fundo Mackenzie de Pesquisa, 2007. v. 2.
- GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. (Handbook of the Philosophy of Science).
- MOSTERÍN, J. *Conceptos y teorías en la ciência*. 2. ed. Madrid: Alianza, 1987.
- MOULINES, C. U. Cuantificadores existenciales y principios-guía en las teorías físicas. *Crítica: Revista Hispanoamericana de Filosofía*, v. 10, n. 29, p. 59-88, Aug. 1978.
- MOULINES, C. U. *Exploraciones metacientíficas: estructura, desarrollo y contenido de la ciência*. Madrid: Alianza, 1982.
- MOULINES, C. U. *Pluralidad y recursión: estudios epistemológicos*. Madrid: Alianza, 1991.
- MUNSON, R. Is Biology a Provincial Science? *Philosophy of Science*, v. 42, n. 4, p. 428-447, Dec. 1975.
- NAGEL, E. *The Structure of Science: problems in the logic of scientific explanation*. New York: Harcourt, Brace & World, 1961. Tradução espanhola NAGEL, E. *La estructura de la ciência: problemas de la lógica de la investigación científica*. Buenos Aires: Paidós, 1968.
- NERSESSIAN, N. J. (Ed.). *The Process of Science: contemporary philosophical approaches to understanding scientific practice*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1987.
- OLIVÉ, L.; PÉREZ RANSANZ, A. R. (Eds.). *Filosofía de la ciencia: teoría y observación*. México: Siglo XXI de España, 1989.
- POPPER, K. R. *Logik der Forschung*. Wien: Julius Springer Verlag, 1935. Tradução espanhola POPPER, K. R. *La lógica investigación científica*. Madrid: Tecnos, 1962.
- REDMAN, D. A. (Ed.). *Economic Methodology: a bibliography with references to works in the philosophy of science, 1860-1988*. New York: Greenwood Press, 1989.
- REICHENBACH, H. *Relativitätstheorie und Erkenntnis A Priori*. Berlin: Springer, 1920.
- REICHENBACH, H. *Elements of Symbolic Logic*. New York: Macmillan, 1947.
- REISCH, G. A. *How the cold war transformed philosophy of science: to the icy slopes of logic*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. Tradução espanhola REISCH, G. A. *Cómo la guerra fría transformó la filosofía de la ciência*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, 2009.

- RICHARDSON, A.W. Narrating the history of reason itself: Friedman, Kuhn, and a Constitutive a priori for the twenty-first century. *Perspectives on Science*, v. 10, n. 3, p. 253-274, 2002.
- RIZZOTTI, M.; ZANARDO, A. Axiomatization of genetics 1: biological meaning. *Journal of Theoretical Biology*, v. 118, n. 1, p. 61-71, Jan. 1986.
- RIZZOTTI, M.; ZANARDO, A. Axiomatization of genetics 2: formal development. *Journal of Theoretical Biology*, v. 118, n. 2, p. 145-152, Jan. 1986.
- ROLLERI, J. L. (Ed.). *Estructura y desarrollo de las teorías científicas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1986.
- ROSENBERG, A. *The Structure of Biological Science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- RUSE, M. E. Are there Laws in Biology? *Australasian Journal of Philosophy*, v. 48, n. 2, p. 234-246, 1970.
- RUSE, M. The philosophy of biology. London: Hutchinson, 1973. Tradução espanhola RUSE, M. *La filosofía de la biología*. Madrid: Alianza, 1979.
- SALMON, W. C. Four decades of scientific explanation. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1989.
- SALMON, W; WOLTERS, G. (Ed.). *Logic, language, and the structure of scientific theories*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1994.
- SAVAGE, C. W. (Ed.). *Scientific theories*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1990. (Minnesota Studies in the Philosophy of Science, v. 14).
- SCHAFFNER, K. F. Theory structures in the biomedical sciences. *The Journal of Medicine and Philosophy*, v. 5, n. 1, p. 57-97, Mar. 1982.
- SCHAFFNER, K. F. *Discovery and explanation in biology and medicine*. Chicago: University of Chicago Press, 1993.
- SINDONI, E.; MORIGGI, S. (Ed.). *Dio, la natura e la legge: god and the laws of nature*. Milan: Angelicum-Mondo X, 2005.
- SMART, J. J. C. Theory construction. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 11, n. 4, p. 457-473, 1951.
- SMART, J. J. C. *Philosophy and Scientific Realism*. New York: Humanities Press, 1963.
- SOBER, E. Fact, fiction and fitness: a reply to Rosenberg. *The Journal of Philosophy*, v. 82, n. 7, p. 372-385, 1984.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

SOBER, E. Two outbreaks of lawlessness in recent philosophy of biology. *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S458-S467, Dec. 1997.

STEGMÜLLER, W. *Theorie und Erfahrung*. Berlin: Springer, 1970. Tradução espanhola

STEGMÜLLER, W. *Teoría y experiencia*. Barcelona: Ariel, 1979.

STEGMÜLLER, W. *The structuralist view of theories: a possible analogue of the Bourbaki programme in physical science*. Berlin: Springer, 1979. Tradução espanhola

STEGMÜLLER, W. *La concepción estructuralista de las teorías: un posible análogo para la ciencia física del programa de Bourbaki*. Madrid: Alianza Editorial, 1981.

STEGMÜLLER, W. *Erklärung–Begründung–Kausalität*. Berlin: Springer, 1983.

STEGMÜLLER, W. *Die Entwicklung des neuen Strukturalismus seit 1973*. Berlin: Springer, 1986.

SUÁREZ, M.; CARTWRIGHT, N. Theories: tools versus models. *Studies in History and Philosophy of Modern Physics*, v. 39, n. 1, p. 62-81, Jan. 2008.

SUPPE, F. The search for philosophic understanding of scientific theories. In: SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. p. 3-241. Tradução espanhola SUPPE, F. (Ed.). *En busca de una comprensión filosófica de las teorías científicas*. In: SUPPE, F. (Ed.). *La estructura de las teorías científicas*. Madrid: Editora Nacional, 1979. p. 15-277.

SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. Tradução espanhola SUPPE, F. (Ed.). *La estructura de las teorías científicas*. Madrid: Editora Nacional, 1979.

SUPPES, P. et al. *Logic, methodology and philosophy of science*. In: INTERNATIONAL CONGRESS FOR LOGIC, METHODOLOGY, AND PHILOSOPHY OF SCIENCE, 4., 1971, Bucharest. *Proceedings...* Amsterdam: North-Holland, 1973.

SWARTZ, N. The neo-humean perspective: laws as regularities. In: WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995. p. 67-91.

THOMPSON, P. The structure of evolutionary theory: a semantic approach. *Studies in History and Philosophy of Science*, v. 14, p. 215-229, 1983.

THOMPSON, P. *The structure of biological theories*. New York: State University of New York Press, 1989.

THOMPSON, P. Formalisations of evolutionary biology. In: GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. p. 485-523. (Handbook of the Philosophy of Science).

TOOLEY, M. The nature of laws. *Canadian Journal of Philosophy*, v. 7, p. 667-698, 1997.

VAN FRAASSEN, B. *Laws and Symmetry*. Oxford: Oxford University Press, 1989.

VAN FRAASSEN, B. Armstrong, Cartwright, and Earman on laws and symmetry. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 53, n. 2, p. 431-444, 1993.

WEINERT, F. Laws of nature-laws of science. In: WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995a. p. 3-64.

WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995b.

WILLIAMS, M. B. Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. *Journal of Theoretical Biology*, v. 29, n. 3, p. 343-385, Dec. 1970.

WOLTERS, G.; LENNOX, J. (Ed.). Concepts, theories and rationality in the biological sciences. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995.

WOODGER, J. H. *Biological principles: a critical study*. London: K. Paul, 1929.

WOODGER, J. H. *The axiomatic method in biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1937.

WOODGER, J. H. *The technique of theory construction*. Chicago: University of Chicago Press, 1939.

WOODGER, J. H. *Biology and language: an introduction to the methodology of the biological sciences, including medicine*. Cambridge: Cambridge University Press, 1952. Tradução espanhola WOODGER, J. H. *Biología y lenguaje*. Madrid: Tecnos, 1978.

WOODGER, J. H. Studies in the foundations of genetics. In: HENKIN, L.; SUPPES, P.; TARSKI, A. *The axiomatic method with special reference to geometry and physics*. Amsterdam: North-Holland, 1959. p. 408-428.

FUNÇÃO E EXPLICAÇÕES FUNCIONAIS EM BIOLOGIA

Karla Chediak

1 Introdução

A filosofia da biologia trata do conceito de função devido à sua importância na descrição do comportamento tanto de órgãos, tecidos e glândulas quanto de mecanismos fisiológicos, como o de retro-alimentação. Entende-se, por exemplo, que a função do coração é bombear o sangue, bem como que a homeostase é um sistema que tem a função de realizar a regulação térmica interna dos organismos homeotérmicos.

Compreende-se claramente o significado de função quando se consideram os instrumentos e os artefatos, que são objetos construídos para realizar funções e atender a certos fins especificados pelo homem. Determina-se, nesses casos, com relativa facilidade, qual é a função do objeto e de suas partes, ao se considerar por que razão eles foram produzidos. Já com relação às funções naturais, o problema é mais complicado, pois, à luz da teoria da evolução, não é mais possível fornecer explicações para as funções presentes nos organismos baseadas na intenção de um agente criador.

No entanto, muitos autores julgam que a ausência de um agente intencional não significa necessariamente a eliminação do caráter teleológico do conceito de função natural. Segundo Elliot Sober, uma importante contribuição dada por Darwin foi a de abordar o conceito de função de modo naturalista, ao invés de eliminar o caráter teleológico das explicações junto com a eliminação de seu caráter teleológico:

Darwin é visto corretamente como um inovador que fez avançar a causa do materialismo científico. Mas seu efeito sobre as idéias teleológicas foi bem diferente do de Newton. Ao invés de expurgá-las da biologia, Darwin pode mostrar como elas poderiam tornar-se inteligíveis em um quadro naturalista (SOBER, 2000, p. 84).

2 Teleologia e ciência

Desse modo, as discussões sobre o conceito de função têm como um dos pontos centrais o problema do seu pretense caráter teleológico. Pode-se dizer que ações e comportamentos são teleológicos quando são dirigidos a fins, sendo que a teleologia presente no mundo natural distingue-se daquela presente na ação ou no comportamento de um agente por não ser intencional.

De fato, a relação entre o conceito de função e a teleologia foi pensada e defendida por muitos filósofos, como Platão, Aristóteles, Kant, dentre outros. Como esclarece André Ariew, já se encontra em Aristóteles uma análise bastante sofisticada do conceito de função e de sua relação com o conceito de teleologia (ARIEW, 2002, p. 30). No entanto, quando se considera o domínio atual das ciências naturais, o uso de explicações funcionais que recorrem à teleologia tem sido colocado em xeque. Particularmente, na biologia, a associação entre função e teleologia muitas vezes é vista de forma negativa por se considerar que ela está comprometida necessariamente com alguma forma de finalismo, direcionismo ou vitalismo, o que seria incompatível com o conceito científico de evolução dos seres vivos.

As críticas mais recentemente apresentadas à vinculação entre teleologia e função baseiam-se na forma como as teorias teleológicas fundamentam e justificam a permanência da teleologia nos enunciados científicos. Tais críticas vêm de uma tradição que remonta a Carl Hempel (1905-1997), a Ernst Nagel (1901-1985) e, mais recentemente, Robert Cummins. Em geral, essas críticas seguem duas vias: uma que defende a exclusão dos enunciados teleológicos do domínio da ciência por meio da redução dos enunciados funcionais aos enunciados não-funcionais, como se pode ver nos trabalhos de Nagel; e outra que propõe a exclusão dos enunciados teleológicos, procurando, porém, uma forma não teleológica de compreensão dos enunciados funcionais, como faz Cummins.

Tanto Hempel como Nagel defendem que qualquer explicação para ser considerada científica deve seguir o modelo nomológico, quer dizer, deve considerar um fenômeno a partir de sua submissão a leis, seguindo seja o modelo de inferência dedutiva seja o modelo indutivo de submissão a leis estatísticas (HEMPEL, 1965; NAGEL, 1961). De acordo com esses autores, explicações funcionais também devem adequar-se a esse modelo nomológico; do contrário, não poderiam permanecer na esfera das explicações científicas, pois não há lugar no âmbito da ciência para explicações que recorram a causas finais, a agentes intencionais ou a princípios vitalistas. Nagel, em sua obra *The structure of science* (1961), defende que as explicações produzidas pelas ciências romperam inteiramente com a doutrina dos fins, ou seja, com a necessidade de se postular um agente intencional, divino, para dar conta dos fenômenos do mundo natural. No entanto, ele considera que não se pode romper com essa doutrina e continuar a recorrer a propósitos e finalismos para tratar dos fatores causais do mundo natural:

por causa da associação das explicações teleológicas com a doutrina de que objetivos ou fins da atividade são agentes dinâmicos na sua própria realização, [a ciência moderna] tende a ver tais explicações como uma espécie de obscurantismo (NAGEL, 1961, p. 402).

Nagel reconhece que há uma especificidade própria da biologia, apesar de os processos biológicos serem de natureza físico-química e, por isso, as explicações biológicas que descrevem as regularidades desses fenômenos não são objeto nem da física nem da química. Porém, aceitar a especificidade da biologia não implica aceitar que haja modos especiais de explicação no domínio dessa ciência.

A tese defendida por Nagel é a de que os enunciados teleológicos podem ser convertidos em enunciados não teleológicos, porque não há nada neles que não possa ser expresso em uma linguagem que siga a causalidade ordinária. Portanto, ainda que se possa expressar de forma teleológica alguns fenômenos biológicos, isso não significa que exista uma categoria especial de explicação para tais fenômenos. Por exemplo, sistemas auto-reguladores, com mecanismos de retro-alimentação negativa, são capazes de manter e procurar sua estabilidade funcional em situações de alterações ambientais. Trata-se de sistemas com mecanismos dirigidos a fins (*goal directed*). Não há diferença importante entre as organizações teleológicas dos sistemas vivos e as organizações dirigidas a fins presentes nos sistemas físicos, de tal maneira que se é possível descrever o comportamento de um míssil sem se recorrer a enunciados teleológicos. Também deve ser possível fazê-lo para um sistema vivo com propriedades semelhantes, pois ser auto-regulável e ter a capacidade de se auto-manter não são características exclusivas dos sistemas vivos, mas sim propriedades encontradas também em sistemas físicos (NAGEL, 1961, p. 410).

Com relação ao outro tipo de fenômeno biológico ao qual se aplica o enunciado teleológico, Nagel mantém a mesma convicção, a saber, a de que ele pode ser traduzido em um enunciado não teleológico. Consideremos, por exemplo, o enunciado que diz ser a função da clorofila nas plantas com pigmento verde habilitar essa planta a realizar a fotossíntese e produzir matéria orgânica. Essa enunciação poderia ser convertida em outra não teleológica seguindo o seguinte modelo: “Todo sistema *S* com organização *C* e em um ambiente *E* realiza o processo *P*. Se *S* com organização *C* e ambiente *E* não tem *A*, então *S* não realiza *P*. Logo, *S* com organização *C* tem de ter *A*” (NAGEL, 1961, p. 403). Aplicando o modelo ao exemplo da fotossíntese, temos: toda planta verde, com organização de partes e processos adequados, em presença de dióxido de carbono, água e luz solar, realiza a fotossíntese. Se a planta não tem clorofila, não realiza a fotossíntese. Logo, a planta tem de ter clorofila.

É, portanto, com base na analogia entre sistemas vivos e sistemas físicos que Nagel sustenta a tese de equivalência entre os enunciados teleológicos e os enunciados não teleológicos, e a conseqüente tradução de um em outro. A apresentação do enunciado

teleológico em um modelo dedutivo não é apenas possível, como mostra também que o enunciado teleológico não diz nada além do que está apresentado nesta forma. Dizer que a função da clorofila nas plantas é realizar a fotossíntese nada acrescentaria à expressão: plantas realizam a fotossíntese se e somente se contêm clorofila. Quando a função é atribuída a uma estrutura, órgão ou comportamento de um organismo, o conteúdo do enunciado teleológico pode ser transportado para um enunciado não teleológico que apresenta a condição necessária para a ocorrência desse traço¹ ou atividade do organismo (NAGEL, 1961, p. 405).

A argumentação de Nagel a favor da formulação de modelos dedutivos para substituir as explicações teleológicas das funções biológicas é bastante convincente a princípio, mas ela apresenta alguns problemas já apontados por vários autores. Por exemplo, Nagel considera a clorofila como condição necessária para a existência de fotossíntese realizada por plantas verdes. Talvez isso até seja verdade neste caso, mas, como observa Cummins, não seria em outros casos de função, como o do coração. O coração não é condição necessária para a circulação do sangue nos vertebrados, já que bombas artificiais também podem cumprir essa função (CUMMINS, 1975, p. 743). Além disso, há outro problema com a solução de Nagel, pois, como bem o assinalou Larry Wright, não é possível, através da conversão proposta por Nagel, distinguir-se entre um efeito funcional e um efeito acidental (WRIGHT, 1973). O coração bombeia sangue e também produz ruído, mas produzir ruído não é reconhecido como função do coração, embora esse efeito tenha no coração sua condição necessária.

Assim, o uso de explicações de cunho teleológico em biologia foi criticado, porque envolveria explicações de natureza teológica e metafísica que, não sendo verificáveis, não poderiam fazer parte da ciência. Também se mostrou problemático o modo como a causalidade se apresenta nos enunciados teleológicos, pois explicações teleológicas recorreriam a eventos futuros, enquanto a explicação causal normal recorreria apenas a eventos passados. Além disso, criticou-se o uso da linguagem teleológica na biologia por ela implicar antropomorfismo, através da assimilação da função biológica às funções dos sistemas intencionais humanos, que envolvem deliberação e consciência.

Essas críticas poderiam ser rebatidas, como afirma Ernst Mayr (1998a). A posição defendida por esse autor é a de que o uso moderno de enunciados sobre processos teleológicos, ou seja, processos dirigidos a fins, não implica a aceitação de concepções teológicas ou conceitos metafísicos; e que as explicações de caráter teleológico usadas na biologia não entram, de modo nenhum, em conflito com as explicações físicas e químicas. De fato, o projeto de reduzir explicações teleológicas às não teleológicas falha porque não há equivalência entre elas, havendo perda de conteúdo semântico nessa transformação, sendo equivocado supor que dizer: "A tartaruga nada até à praia para depositar seus ovos" é o mesmo que dizer: "A tartaruga nada até à praia e deposita seus

¹ Nota do Org.: o termo 'traço' está sendo usado como sinônimo de 'característica' neste e nos outros capítulos desta obra.

ovos". Além disso, o fato de ser, de alguma forma, distinta da causalidade ordinária não significa que a explicação teleológica seja incompatível com ela (MAYR, 1998a, p. 432).

Mayr distingue processos teleomáticos de processos teleonômicos na natureza. Os primeiros dizem respeito aos fenômenos relacionados com os objetos inanimados que alcançam um fim apenas em obediência às leis naturais ou físicas. Todo o processo de evolução cósmica, desde o Big Bang até o presente, ou ainda, uma pedra que chega ao seu estado final quando alcança o solo seriam fenômenos desse tipo: "Estão dirigidos a um fim somente de uma forma passiva, automática, são regulados por condições ou forças externas. Uma vez que o estado final de tais objetos inanimados é alcançado automaticamente, essas mudanças devem ser designadas como *teleomáticas* (1998a, p. 437).

O termo "teleonômico" é usado por Mayr no lugar do termo "teleológico" para designar os processos dirigidos a fins, de modo a se evitar possíveis interpretações equivocadas. Tais processos caracterizam-se por serem guiados por um programa e dependerem da existência de um objetivo: "Um processo ou um comportamento teleonômico é aquele que deve sua direcionalidade para um objetivo à operação de um programa (MAYR, 1998a, p. 438). Essa constitui uma diferença importante nos níveis de complexidade da natureza inanimada e da viva. Não encontramos processos teleonômicos em sistemas estritamente físicos, mas somente nos organismos e nas máquinas fabricadas pelos homens. Tais processos originam-se ou por seleção natural ou por meio de um agente intencional da espécie humana. O principal exemplo em biologia é o programa genético, mas também encontramos esses processos no funcionamento de órgãos e glândulas, em processos relacionados aos mecanismos de auto-regulação, como nos mísseis auto-dirigíveis, que possuem mecanismos de propulsão para seguir a fonte de calor mais próxima.

Distintamente dos que defendem a concepção etiológica de função (que veremos a seguir), Mayr considera que não é adequado o emprego do termo teleonômico quando se trata da adaptabilidade dos sistemas biológicos. Para ele, os processos teleonômicos pertencem ao campo das causas próximas, isto é, das causas que decorrem da natureza físico-química da atividade biológica e são suscetíveis de uma explicação mecânica. Essas causas devem ser separadas das causas últimas, que dizem respeito às causas evolutivas, aos mecanismos de adaptação e de seleção natural. Estes não dizem respeito aos processos teleonômicos, porque uma coisa é o funcionamento do programa e outra é a origem dele. A adaptação responde pela origem do programa e, nesse caso, uma linguagem puramente selecionista seria mais adequada, porque o uso da linguagem teleológica para explicar as adaptações poderia remeter à antiga ideia de que a evolução conduz a adaptação em direção à perfeição e ao progresso. Também não se poderia recorrer à pressão seletiva, pois ela não é uma causa próxima, mas uma causa última, que explica a construção histórica do programa genético e não explica o programa no seu funcionamento. A seleção, sustenta Mayr, atua sobre eventos passados, como mutações

e recombinações, e não planeja o futuro; por isso, o seu resultado só pode ser obtido de modo *a posteriori*:

Um sistema é capaz de levar a cabo processos teleonômicos, porque foi programado para funcionar dessa maneira. A origem do programa, que é responsável pela adaptabilidade do sistema, é um tema completamente distinto. Combinar o funcionamento em curso com a história da origem em uma só explicação torna confusas as definições (1998a, p. 448).

E embora haja uma história evolutiva que originou o programa, essa história é irrelevante para a análise funcional dos processos teleonômicos. Basta, diz ele, que se saiba que existe um programa que seja causalmente responsável pelos processos orientados a um fim (1998a, p. 439).

3 Conceção etiológica de função

Apesar da crítica que Mayr, entre outros, dirige à análise de função biológica a partir da associação entre teleologia e adaptação, tal abordagem encontra hoje muitos defensores, como Ruth Millikan, Karen Neander, Paul Griffiths e Peter Godfrey-Smith, para citar somente alguns. Essa abordagem é denominada concepção etiológica ou histórica de função. Em geral, considera-se que essa concepção de função foi apresentada e desenvolvida originalmente por Larry Wright, em seu artigo *Functions*, de 1973.

Wright explica os enunciados do tipo — a função de X é Y — a partir de duas considerações. A primeira diz que “ X está lá porque realiza Y ”. Essa fórmula apresenta a forma das explicações funcionais, estabelecendo a condição necessária para que X tenha a função Y , descartando a accidentalidade. A segunda diz: “ Y é a consequência (ou o resultado) de X estar lá”. Ela mostra que Y é o efeito de X , pois não basta dizer que X está lá porque realiza Y , é necessário completar dizendo que Y é o resultado ou a consequência do fato de X estar lá. Porém, o fato de Y ser o efeito de X está entre as causas de X : “Em uma explicação funcional, as consequências de X estar lá (onde ele está, etc) têm de ser invocadas para explicar por que X está lá” (WRIGHT, 1973, p. 161-162).

A formulação de Wright já foi bastante modificada e discutida desde que ele publicou seu artigo, e há hoje diferenças sutis entre as diversas análises de função disponíveis; porém, alguns pontos podem ser considerados comuns a qualquer análise comprometida com uma abordagem etiológica.

Em primeiro lugar, a concepção etiológica de função sustenta que as explicações funcionais relevantes para a biologia devem dar conta de por que certo traço, órgão ou comportamento está presente no sistema ao qual ele pertence, cumprindo certo papel funcional. O que se defende é que a análise que considera somente as disposições atuais de um traço — ou seja, o comportamento que ele apresenta dadas certas condições —,

não é suficiente para dar conta do conceito de função biológica, porque não nos fornece elementos para distinguir entre função e efeito. Por exemplo, o coração tem a função de bombear o sangue, permitindo, entre outras coisas, o transporte de oxigênio e a eliminação de gás carbônico, mas o coração também produz ruídos. Esse é um efeito que acompanha o funcionamento do coração, mas não é sua função. Uma análise das disposições atuais também não permite distinguir entre papel funcional e acidental de um traço. Por exemplo, o nariz tem algumas funções, como a respiratória e olfativa. Eventualmente, ele também pode servir para apoiar óculos, mas esse é um efeito acidental, não é sua função. Uma análise puramente disposicional tampouco explica os casos de mau funcionamento ou de não funcionamento de um traço, que ainda assim conserva sua função. O coração tem a função de bombear o sangue, porém se por alguma razão ele não o faz, isso não altera a sua função.

Em segundo lugar, a concepção etiológica considera que há um aspecto normativo no conceito de função biológica, e que somente quando se reconhece esse caráter normativo se é capaz de compreender o sentido pleno de uma explicação funcional em biologia. Dizer que o coração deve bombear o sangue significa dizer que é isso que se espera que ele faça, considerando seu funcionamento normal, e não significa dizer que se está prescrevendo o seu comportamento. A noção de normatividade, a que a concepção etiológica recorre, não é prescritiva. Há diferentes modos de se entender a atribuição de normatividade nesse sentido não prescritivo. Pode-se considerar, por exemplo, apenas uma avaliação estatística, ou seja, de frequência. Supondo-se, como de fato é o caso, que, frequentemente, trovão e relâmpago vêm acompanhados de chuva, pode-se dizer quando troveja e lampeja: “deve chover daqui a pouco”. Não há nada de prescritivo na enunciação desta frase, expressando-se apenas a indicação do que é provável que ocorra. Embora seja usual, essa forma de atribuição de normatividade não é aquela em que se baseia a concepção etiológica, quando defende a aplicação de normatividade ao conceito de função. Isso porque é possível se conceber que certo comportamento de um traço possa estar ocorrendo com frequência e, ainda assim, isso não definir sua função. Considere um vírus que atacou uma dada população e se espalhou nela, alterando, assim, o sistema metabólico de seus indivíduos de modo a promover sua própria sobrevivência e reprodução. Embora os órgãos desses indivíduos infectados tenham adquirido novos papéis, não seria correto dizer que tais papéis são funções desses órgãos, ainda que tenham se tornado, estatisticamente, mais frequentes.

Desse modo, para a concepção etiológica, a normatividade é uma característica essencial das funções biológicas e ela está fundada na abordagem teleológica de função. O conceito normativo de função é teleológico e esse aspecto teleológico permite explicar por que certo traço está presente nos organismos de uma dada população, cumprindo certa função.

Os enunciados teleológicos parecem inverter a ordem causal normal, em que as causas são anteriores ou simultâneas aos efeitos. Porém, o fato de ser, de algum modo,

distinta da causalidade ordinária não quer dizer que a explicação teleológica seja incompatível com ela, podendo-se considerar que só aparentemente ela viola a ordem causal normal. No caso do comportamento intencional, por exemplo, não há problema em reconhecer que não há aí violação da causalidade normal. Embora se recorra aos fins para explicar os meios que os produziram, a determinação dos fins é dada com anterioridade, através das intenções dos agentes. As intenções podem ser consideradas causas eficientes do comportamento. Nesse caso, explicações de natureza teleológica poderiam ser compreendidas como casos especiais de explicações causais normais.

Há quem defenda que só é correto recorrer-se à teleologia nos casos em que existam agentes intencionais e que seria inteiramente equivocado fazê-lo em outros contextos. Porém, a proposta da concepção etiológica de função é a de sustentar que não só é possível, mas é necessário utilizar a teleologia nos enunciados de função em biologia, embora, nesse caso, não se recorra a nenhum agente intencional. Tais explicações apelam a outro tipo de fundamento. Elas explicam a presença de certo traço funcional em um sistema biológico como sendo o resultado da evolução por seleção natural. As funções que os traços apresentam hoje são consideradas o efeito de uma história evolutiva, sendo que essa história mesma não é teleológica. De fato, a ação da seleção natural não é dirigida para nenhum fim, já que se trata de um processo cego, automático e sem propósito, que não tem intenção nem planos para o futuro. A seleção natural opera segundo um mecanismo bastante simples, requerendo apenas variação em aptidão, hereditariedade, reprodução diferenciada e tempo suficiente para que ocorram seus efeitos cumulativos. De nenhum modo ela entra em conflito com a causalidade normal, de tipo eficiente.

O caráter teleológico de função, reivindicado pela concepção etiológica, só pode ser determinado uma vez que se acumulem os efeitos passados da seleção natural, portanto de modo *a posteriori*. Tais efeitos dizem respeito ao traço enquanto tipo (*type*) e não enquanto espécime (*token*), pois operam sobre populações e não sobre indivíduos (NEANDER, 1999, p. 130). Considera-se que a função desempenhada pelos traços presentes nos indivíduos de certa população contribuiu causalmente para a replicação do traço e sua fixação nessa população. Desse modo, pode-se recorrer a essa função para explicar a presença do traço, porque foi um processo causal que promoveu a geração e fixação do traço (NEANDER, 1999, p.132).

Para a concepção etiológica, certo traço possui função por ter sido selecionado, no passado, pela seleção natural, graças à função que desempenhou no sistema a que pertencia e que teria feito diferença, numa dada população, em termos de sobrevivência e reprodução, ou seja, em termos de aptidão (*fitness*)². Embora não seja a única força

² Conforme esclarece Paul Griffiths, “a aptidão (*fitness*) de um organismo pode ser considerada como sendo a medida de sua capacidade de sobreviver e reproduzir em relação à capacidade de sobreviver e reproduzir de outros tipos competindo em uma dada população”. A relação existente entre aptidão e função deve-se ao fato de que “funções próprias de um traço são aqueles efeitos do traço que foram componentes da aptidão de seus ancestrais. São efeitos em virtude dos quais o traço foi selecionado,

determinante no processo evolutivo, a seleção natural fornece, para os defensores da abordagem etiológica, o único critério para se distinguir o que é funcional do que não é.

Contrariamente à concepção etiológica, que baseia sua interpretação da função biológica na correlação entre função e teleologia, Robert Cummins defende a proposta de excluir os enunciados teleológicos das ciências naturais, particularmente da biologia, conservando, porém, uma análise específica dos enunciados funcionais. A tese defendida por ele é, atualmente, uma das principais propostas de interpretação do conceito de função biológica e das explicações funcionais.

4 Concepção analítica de função

Cummins, em seu artigo *Functional analysis*, afirma que Nagel embora tenha criticado de forma correta a concepção teleológica de função, não compreendeu de fato a natureza da explicação envolvendo enunciados funcionais. A proposta de reduzir enunciados teleológicos a enunciados causais não alcançou seu objetivo por não fornecer uma compreensão satisfatória dos enunciados funcionais e de seu papel. Desse modo, Cummins propõe uma abordagem analítica do conceito de função, e afirma que as explicações funcionais respondem à questão de se saber qual é o papel desempenhado por um elemento, parte de um sistema, na capacidade e atividade total do sistema a que ele pertence. Esse modelo analítico não se aplica apenas às funções biológicas. Ao contrário, ele se aplica muito bem a sistemas não vivos, como linhas de produção de sistemas computacionais e diagramas em eletrônica, conforme nos diz o autor:

Diagramas esquemáticos em eletrônica fornecem outra ilustração evidente. Desde que cada símbolo represente um objeto físico qualquer tendo certa capacidade, um diagrama esquemático de um dispositivo complexo constitui uma análise das capacidades eletrônicas do dispositivo como um todo em termos das capacidades de seus componentes (CUMMINS, 1975, p.760).

Porém, o modelo analítico se aplica, também, às análises funcionais em organismos, uma vez que um organismo pode ser abordado a partir do conjunto de sistemas que contém, tais como o sistema digestivo, circulatório, respiratório etc. Cada sistema apresenta capacidades específicas e é composto por um conjunto de elementos com disposições específicas, que desempenham funções importantes para a realização da atividade geral do sistema. A capacidade de um sistema realizar suas atividades é, assim, determinada a partir da análise das funções realizadas por seus componentes, que, no caso dos organismos vivos, são os órgãos, estruturas e sistemas (1975, p. 761).

A abordagem analítica requer a determinação do sistema considerado, pois é somente do ponto de vista da capacidade do sistema como um todo que é possível se fazer a análise

efeitos pelos quais ele é uma adaptação” (GRIFFITHS, 1993, p. 412).

funcional. Porém, não existe, para Cummins, nada que determine a princípio qual é o sistema que deve ser considerado. No caso da função biológica, não é necessário sequer que haja o compromisso de que o sistema contribua para a manutenção e propagação de seus possuidores: “O que esse exemplo mostra [o autor refere-se à capacidade de voar das aves] é que a análise funcional pode ser conduzida de modo apropriado em biologia de forma inteiramente independente de considerações evolutivas” (CUMMINS, 1975, p. 756). Considera-se apenas a relação entre o traço que tem a função e sua contribuição para o sistema de que faz parte. É necessário, portanto, que, antes de se estabelecer a função de um traço qualquer, determine-se qual sistema está sendo considerado. Em relação ao clássico exemplo do coração, cuja função reconhecida é a de bombear o sangue e não produzir ruídos, diz-nos Cummins ser isso verdadeiro, desde que se esteja considerando o sistema circulatório. Ainda que seja difícil conceber um sistema em que o ruído produzido pelo coração seja funcional, isso não é impossível. O autor afirma já ter sido sugerido que haveria uma função psicológica para a produção de ruído. Nesse sentido, no contexto de uma análise psicológica desse tipo não seria necessariamente errado afirmar que a função do coração é produzir ruídos (CUMMINS, 1975, p. 762, n. 21).

A abordagem analítica é um instrumento importante para determinar qual é a disposição que certo traço apresenta dentro do sistema em que está inserido, ou seja, qual é a sua contribuição para a capacidade geral do sistema que o contém. Pode-se questionar, no entanto, se esse tipo de abordagem dá conta inteiramente do que significa função para a biologia, e se ele satisfaz as exigências das explicações funcionais. O problema se apresenta quando se consideram as funções apenas como disposições das partes de um sistema, pois surge a dificuldade de se distinguir entre a função de um traço biológico e o seu mero efeito. Ao se levar em conta somente a abordagem analítica, pode-se acabar obtendo conclusões bastante inapropriadas do ponto de vista da função biológica, devido à ausência do caráter normativo da função. Por exemplo, segundo Kitcher, seria possível reconhecerem-se funções em sequências de DNA mutantes, tendo em vista o papel que elas desempenham na contribuição da formação de tumores malignos em um ser humano. Porém, não se teria aí nenhuma verdadeira função nem caberia, nesse caso, uma explicação funcional (KITCHER, 1993, p. 173).

Isso não significa afirmar que a abordagem analítica não seja importante, mas que ela, sozinha, não dá conta do sentido de função nem das explicações funcionais utilizadas em biologia. Há um tipo de pergunta importante sobre função do ponto de vista da biologia que não é tratada pela abordagem analítica proposta por Cummins. Quando se considera a função biológica, não cabe apenas questionar a disposição dos elementos, ou seja, sua contribuição para o funcionamento do sistema a que pertencem; cabe também perguntar por que aquele elemento está ali cumprindo essa função. Este tipo de questão é aquela que a abordagem etiológica do conceito de função em biologia pretende responder, recorrendo à compreensão teleológica do conceito de função.

Desse modo, a concepção etiológica de função pretende não apenas identificar o papel funcional cumprido por um traço dentro do sistema a que ele pertence, mas também dar conta de por que o traço faz parte desse sistema. Essa postura permite explicar por que razão, ainda quando não funciona, o traço mantém sua função; ou porque, ainda que ele tenha certo efeito, essa não é a sua função. Para isso, não basta considerar somente a disposição atual do traço em comportar-se de certa maneira, sendo preciso levar em conta a origem dessa disposição. Somente quando a origem do papel desempenhado por um traço tiver se originado a partir da ação da seleção natural, esse traço é considerado, de fato, funcional.

5 Função e seleção natural

A vinculação necessária entre função e seleção natural, defendida pela concepção etiológica, tem levantado inúmeras questões, sendo duas delas particularmente importantes. Em primeiro lugar, a que questiona se a seleção é realmente a responsável pela origem funcional de um traço. Cummins, talvez o mais forte crítico da concepção etiológica de função, desenvolve sua argumentação principal visando mostrar que não é correto atribuir à seleção natural a responsabilidade pela geração do traço funcional. Em segundo lugar, a que questiona se a atribuição de função biológica restringe-se, de fato, aos casos em que houve seleção natural. Essa crítica não recusa, necessariamente, a concepção etiológica, mas aponta para algumas de suas deficiências e limites.

É possível abordar a primeira crítica a partir de três questionamentos. O primeiro diz que não poderia ter havido seleção para um traço devido à função que ele desempenha, uma vez que, antes de o traço existir, ele não poderia ter tido essa função. Não se poderia explicar a presença do coração a partir da função de circular o sangue sem se supor, anteriormente, a presença do coração que realiza essa função. Para que tivesse havido seleção do coração em razão de sua função de circular o sangue, seria necessário que houvesse tanto um coração que não circulasse o sangue como um coração que circulasse o sangue, mas essa seria uma hipótese muito implausível (CUMMINS, 2002, p. 164).

Em segundo lugar, o ancestral de um traço presente atualmente nos organismos de uma dada população não era, provavelmente, igual ao traço atual que está sendo considerado. Por isso, não seria correto explicar a presença deste traço atual a partir de sua função, recorrendo à seleção de um traço diferente. O ancestral do coração, por exemplo, não era um coração, mas algo como a primeira centralização da circulação de sangue (CUMMINS, 2002, p. 164).

Por fim, mesmo considerando que o traço já existia numa dada população, não se poderia explicar sua presença a partir de sua função, porque a seleção natural não agiria em razão de o traço ter ou não essa função. A seleção agiria sobre o desempenho da função, selecionando supostamente o traço que melhor realiza a função. Não se poderia, portanto, recorrer à função para explicar a presença atual desses traços, já que todas as

suas variantes possuiriam a mesma função. Pode-se supor, por exemplo, ter ocorrido, entre corações que já possuíam a função de circular o sangue, seleção do que realizava essa atividade com melhor resultado (CUMMINS, 2002, p. 166).

Segundo Cummins, a situação em que, de fato, ocorreria o que é sustentado pela concepção etiológica seria extremamente rara, porém não impossível de ocorrer. Seria preciso que um traço surgisse com uma função inteiramente nova em uma parte da população, que fosse benéfico em termos de sobrevivência e reprodução, e ademais fosse selecionado em razão dessa função. Somente nesses casos excepcionais haveria realmente seleção do traço em razão de sua função, podendo, por isso, recorrer-se à função para explicar a presença do traço. O problema é que não se poderia recorrer a esse tipo de explicação, quando se consideram órgãos complexos, como o coração e o olho humano³. No entanto, seria exatamente esse tipo de traço que a concepção etiológica pretende explicar, apelando para as noções de adaptação, aptidão e *design*.

Não é fácil dar conta das críticas apresentadas acima, entretanto, algumas considerações podem ser feitas. Em primeiro lugar, a afirmação de que antes de o traço existir ele não poderia ter função, não afeta a concepção etiológica porque não se leva em conta uma das principais características desta abordagem que é a história da geração e da fixação do traço. É claro que, ao se pressupor o traço e a função, corre-se o risco de explicar a presença do traço pela função e a função pela presença do traço. Para evitar uma explicação circular, é preciso levar em conta o processo de geração do traço. Essa abordagem só pode ser feita a partir de uma perspectiva histórica, e essa não é devidamente considerada na primeira crítica.

Mais séria para a concepção etiológica é a questão levantada no segundo ponto acima apresentado, que afirma que o ancestral de um traço atual não era igual ao traço atualmente considerado e que, em razão disso, não seria correto explicar a presença deste traço atual a partir de sua função, recorrendo-se à seleção de um traço que não era ele. De fato, não é possível determinar quando o órgão que efetivou a centralização da circulação do sangue tornou-se um coração, mas não há problema em se julgar como sendo um coração algo bastante diferente do coração humano, que não apresente as mesmas divisões internas ou as mesmas válvulas e forma. O que unifica, mesmo hoje, órgãos diversos sob o nome de coração é a função que todos cumprem por terem sido selecionados para cumprir tal função — circular o sangue.

Assim, se for considerado, como faz a concepção etiológica, que a explicação da presença de um traço em um sistema é dada pela sua função — uma vez que o traço foi selecionado, no passado, por causa dessa função —, então não é preciso que o órgão mais ancestral do coração tenha de ter sido um coração como o nosso. Basta que, a

³ Segundo Cummins, “a neoteleologia fraca vem a ser verdadeira graças apenas aos raros, ainda que importantes casos, em que o alvo da seleção é também o possuidor de uma função que conta para a seleção daquele traço. Esses são os casos em que uma genuína novidade funcional é introduzida” (2002, p. 165).

partir de algum momento, ele tenha podido ser assim denominado graças à função que desempenhava. Como observa Philip Kitcher, a seleção natural pode ser responsável pela presença original de um traço nos organismos de uma população, como o coração, desde que se entenda por presença original o processo que culminou com a fixação inicial do traço nos membros de uma dada população⁴.

No entanto, ainda que seja concedido que a proliferação e a preservação do traço ocorram devido à função que desempenha e que, por isso, é possível recorrer-se a essa função para explicar a sua presença, resta a terceira crítica acima apresentada. Esta afirma que não seria correto apelar para a função caso todas as variantes do traço possuam a mesma função. Isso porque a seleção natural não agiria em razão de o traço ter essa função, mas agiria sobre o desempenho da função, selecionando apenas aquele que melhor realiza a função. Para Cummins, este fato põe em xeque a afirmação de que a seleção natural é criativa: se a seleção é, em algum sentido, sensível ao efeito da função, não o é no sentido relevante para a concepção teleológica, pois ela não responde pela geração do traço, apenas pela sua manutenção (CUMMINS, 2002, p. 163).

6 Concepção etiológica de função e seleção natural

Segundo a concepção etiológica, se a seleção natural responde pela fixação originária do traço funcional — no sentido delimitado por Kitcher —, ela não apenas é responsável pela sua manutenção e aperfeiçoamento, mas também explica a presença do traço no sistema que o contém. Há, sem dúvida, no cerne dessa discussão, uma diferença no modo de se compreender o processo de evolução por seleção natural. No entanto, ainda que se admita que a seleção natural seja criativa, a terceira crítica traz realmente à tona um problema para a concepção etiológica, que nos conduz para a segunda questão levantada acima: se a atribuição de função biológica restringe-se, de fato, aos casos em que houve seleção natural.

Embora em muitos casos não se possa separar a seleção recente do traço — voltada para o seu aperfeiçoamento e manutenção —, da seleção responsável pela sua fixação originária, pois ambos iriam na mesma direção, há casos em que isso acontece de modo distinto, casos em que a seleção recente não está em continuidade com a seleção originária. Por exemplo, casos em que houve seleção passada do traço para certa função, mas que, atualmente, ele ou não exerce mais tal função ou exerce outra função diferente. É necessário, então, determinar qual dos processos, no fim das contas, é de fato relevante para a atribuição da função ao traço. Os autores que defendem a concepção etiológica nem sempre estão de acordo a esse respeito.

⁴ Nas palavras de Kitcher, “aqui e na discussão que se segue, me permito uma breve síntese. Ao falar da origem de uma entidade em um organismo, eu não pretendo me referir é claro à história mutacional e desenvolvimental que subjaz à emergência de uma entidade em um organismo individual, mas ao processo que culmina na fixação original da entidade nos membros da população” (1993, p. 264, nota 8).

Ruth Millikan, por exemplo, defende uma concepção mais restrita do conceito de função, na medida em que reconhece como objeto de aplicação do termo 'função própria' apenas os casos em que há seleção natural. A autora apresenta duas condições para que haja função própria. A primeira diz:

A originou-se como uma "reprodução" [...] de um item anterior que, devido em parte à posse das propriedades reproduzidas, realizou *F* no passado, e *A* existe por causa [...] dessa ou dessas realizações (1989, p. 288).

A segunda diz:

A originou-se como produto de algum item anterior que, dadas suas circunstâncias, realizou *F* como função própria e que, sob aquelas circunstâncias, normalmente causa *F* ser realizado através da produção de um item como *A* (1989, p. 288).

Nesse último caso, trata-se da "função própria derivada", como ocorre nos comportamentos condicionados.

A condição necessária posta pela reprodução descreve um processo histórico-causal; a história, sustenta Millikan, é o fator mais determinante para caracterizar a função: "de acordo com minha definição, se algo vai ter ou não função própria depende se tem o tipo certo de história" (MILLIKAN, 1989, p. 292). Se não for reprodução de nada e se não for produzido por algo que tenha função própria, não tem função própria, ainda que se comporte da mesma maneira de algo que tenha. Assim, segundo essa definição, algo pode ter uma função sem que tenha função própria, pois as disposições atuais não são suficientes para determinar uma função própria. O conceito de função própria baseia-se no caráter histórico do item, estando ele sustentado na história evolutiva que responde pelas "razões de sobrevivência" desses itens (MILLIKAN, 1984, p. 28). Millikan considera como exemplos de função própria não apenas os órgãos dos seres vivos e o comportamento instintivo, mas também os comportamentos que envolvem aprendizado.

No entanto, a concepção de Millikan apresenta problemas: afinal há casos em que se supõe ter ocorrido originariamente seleção para determinado funcionamento do traço e ter ocorrido uma seleção diferente, ou seja, para outro funcionamento no passado recente ou atual. Além disso, há o problema dos casos de traços vestigiais que não apresentam mais funções. A concepção histórica, que se baseia na história evolutiva originária, considera que devem ser reconhecidas e atribuídas funções para esses traços, ainda que eles não apresentem mais a função.

Essa dificuldade levou Godfrey-Smith (1994) a defender que deve ser feita uma importante distinção — entre seleção original, passada, e seleção moderna ou recente —, e que essa distinção precisa ser levada em conta quando se analisa o conceito de função. A seleção moderna pode ter agido de modo a conservar, mudar ou mesmo eliminar a

função de um traço. O problema é que se apenas for levada em conta a seleção original ou passada corre-se o risco de deixar de assinalar funções importantes e reconhecidas, bem como de atribuir função a órgãos que não cumprem mais esse papel. Por isso, Godfrey-Smith, tomando como ponto de partida a definição dada por Millikan — de que o processo histórico é determinante para caracterizar certo traço como funcional —, propõe que se explique a existência de certos traços funcionais entre os membros de uma população recorrendo ao fato de que, no passado recente, esses membros foram bem sucedidos no processo seletivo. Além disso, ele observa que é possível que a construção originária de um traço envolva outras forças além da seleção natural (GODFREY-SMITH, 1999, p. 214).

Apesar de a incorporação da seleção recente na definição de função poder ser considerada uma decisão eficaz — porque resolve alguns problemas apresentados à concepção histórica baseada na seleção originária —, ela não é suficiente para resolver todos os problemas que se levantam com relação à concepção etiológica de função. De fato, não há garantia de que a fixação e a manutenção de um traço seja fruto da ação da seleção natural. Traços podem ser mantidos porque as variações fenotípicas não foram produzidas ou ainda porque elas foram eliminadas por outros fatores acidentais que não a seleção natural. Isso é um problema para aqueles que defendem que as funções são disposições e capacidades dos traços mantidos por meio da seleção natural. De acordo com essa concepção, se o traço não for mantido por seleção natural, não possui função. O problema, no entanto, é determinar até onde a seleção natural responde pela manutenção do traço. Godfrey-Smith, por exemplo, tem consciência desse problema quando afirma que os traços estão sujeitos a vários tipos de inércia e cita duas razões para isso: a ausência de variação e a eliminação das variações por razões não seletivas. Ele admite também que, nesses casos, a explicação histórica moderna seria simplesmente falsa e que não há como eliminar esse risco (GODFREY-SMITH, 1999, p. 215). De fato, são muitas as dificuldades para se obter informações sobre as condições que são exigidas para se sustentar a hipótese da seleção natural, bem como mostrar as variações hereditárias e suas diferenças em aptidão.

Desse modo, a perspectiva de que apenas os traços adaptativos, uma vez que evoluíram por seleção natural, geram funções enfrenta dois problemas:

- (1) os casos em que se supõe que os traços sofreram originariamente, no passado, uma seleção para determinada função e que num passado recente ou atual apresentam outra função. O exemplo frequentemente utilizado para caracterizar esse fenômeno é o da evolução das penas das aves. Acredita-se que as penas das aves evoluíram, primeiramente, para cumprir a função de termo-regulação e não para o voo. Sabemos, no entanto, que de um passado recente para cá houve um aperfeiçoamento das penas tendo em vista esta outra finalidade, o voo⁵.

⁵ Na visão de Schwartz, “embora as penas possam ter surgido por razões não relacionadas ao voo, elas têm

- (2) O segundo problema para a concepção etiológica de função própria diz respeito aos traços vestigiais, ou seja, traços que já tiveram função no passado, mas que, atualmente, não apresentam mais funções. Para a concepção etiológica, que se baseia inteiramente na história evolutiva originária, esses traços favorecidos pela seleção natural cumpriram certa função no passado que tem de ser reconhecida e atribuída a eles ainda que já tenham deixado de cumprir tal função no presente. Essa é uma posição difícil de ser defendida, contudo. É possível aceitar-se que a seleção natural tenha desempenhado um papel primordial na fixação e manutenção de um traço, sem exigir-se que ela seja a única responsável, até porque há muitos casos em que sequer é possível decidir se houve ou não seleção originária para o traço, ou se a seleção foi o único processo envolvido na geração e na fixação do traço.

7 Conclusão

O problema da determinação do domínio de ação da seleção natural, sem dúvida, afeta diretamente a concepção etiológica. Porém, é possível continuar defendendo essa concepção de função considerando o papel mais recente, e não exclusivo, desempenhado pela seleção natural, pois somente a negação da ação da seleção natural na geração e fixação do traço poderia conduzir à sua eliminação.

Desse modo, reconhecemos que tanto a concepção analítica como a concepção etiológica de função têm papéis explanatoriamente relevantes e complementares. Porém, acredito que é possível afirmar-se que, embora elas sejam distintas, a concepção analítica pode ser considerada, em certo sentido, primordial. Se considerarmos que o que ela defende, basicamente, é que a função de um traço é dada pela contribuição que ele traz para a capacidade ou atividade total do sistema que o contém, então, o sentido analítico de função, devido ao seu caráter amplo, está implícito em qualquer outro tipo de abordagem de função. Isso vale, inclusive, para a concepção etiológica, em que se considera que a função de um traço é o papel que ele desempenhou no passado, remoto ou recente, e que foi gerado e fixado pela seleção natural. Isso porque a função etiológica de um traço só pode ser assinalada quando se estabeleceu, primeiramente, a relação do traço com o sistema dentro do qual ele desempenha, ou desempenhou, sua função.

No entanto, a abordagem analítica não engloba a concepção etiológica, pois não responde à sua questão específica: a de por que aquele traço está ou esteve presente naquele sistema biológico fazendo o que ele faz ou fez. Nesse caso, é necessário também mostrar que esse traço se fixou devido à sua função, devido à contribuição que trouxe para a sobrevivência e para a reprodução de seus possuidores, e que tenha sido selecionado

de ter sido favorecidas por desempenharem esse papel em algum ponto: elas são muito perfeitamente adequadas para o voo para que algum biólogo veja todas os seus aspectos como resultado da deriva ou de felizes efeitos secundários (*side-effects*) de outros traços selecionados” (1999, p. S219).

por essa razão. Porém, a concepção etiológica não se contrapõe à concepção analítica de função. De fato, ela a pressupõe de alguma forma, designando um caso específico de função: aquele em que a função é originada pelo processo de seleção natural.

Desse modo, embora distinta da concepção analítica, a concepção etiológica desempenha importante papel nas explicações sobre função. Por ser de natureza normativa e teleológica, ela está associada às explicações evolutivas, uma vez que visa fornecer razões para a presença do traço no sistema a que pertence.

Já a concepção analítica não é e nem se propõe a ser normativa. Ela tem seu papel explanatório geralmente relacionado à fisiologia, porque oferece explicações relativas ao funcionamento das partes em relação ao sistema a que pertencem como um todo. Porém, como observa Neander, essa posição é um pouco simplificadora, porque não é de todo verdade que a noção de função empregada em fisiologia não seja normativa (NEANDER, 2007, p. 13). Se o conceito de função não for normativo, não é possível distinguir-se a função de um traço do seu mau-funcionamento. O problema é que a distinção entre função normal e disfunção é empregada amplamente nas explicações de processos fisiológicos que descrevem os papéis dos traços, os processos e as operações realizadas pelos sistemas biológicos. Uma análise adequada do conceito de função empregado em fisiologia deveria, então, também dar conta do seu caráter normativo. E se apenas a concepção teleológica é capaz de fornecer fundamento para a normatividade do conceito de função, então mesmo as análises fisiológicas, ao utilizar a noção de função normal, teriam de recorrer à concepção etiológica. Porém, não parece ser esse realmente o caso, uma vez que não se costuma levar em conta a história seletiva quando se fornecem explicações em fisiologia. Desse modo, é preciso formular uma concepção normativa de função adequada às explicações em fisiologia. Ainda que o emprego do conceito de função baseado apenas em critérios disposicionais ou estatísticos pareça suficiente, pode-se questionar se esse tipo de critério realmente oferece fundamento para um conceito normativo de função.

O importante é que se, de fato, for verdade que o conceito normativo de função é utilizado tanto nas explicações em evolução como nas explicações em fisiologia, então a abordagem analítica, por si só, não explica nenhum caso de função em biologia, uma vez que ela não oferece um conceito normativo de função. E embora seja pressuposta por qualquer concepção de função, ela sozinha é insuficiente para explicar o uso do conceito de função em biologia.⁶

Referências bibliográficas

ARIEW, A. Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: ARIEW, A.; CUMMINS, R.; PERLMAN, M. (Ed.). *Functions: new essays in the philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

⁶ Agradeço a Gustavo Caponi pela leitura e comentário.

- BOORSE, C. Wright on functions. *The philosophical review*, v. 85, n. 1, p. 70-78, Jan. 1976.
- BULLER, D. J. (Ed.). *Function, selection, and design*. Albany: State University of New York Press, 1999.
- COLIN, A.; BEKOFF, M. Biological function, adaptation, and natural design. In: BULLER, D. J. (Ed.). *Function, selection, and design*. Albany: State University of New York Press, 1999.
- CUMMINGS, R. Functional analysis. *The Journal of Philosophy*, v. 72, n. 20, p. 741-765, Nov. 1975.
- CUMMINGS, R. Neo-teleology. In: ARIEW, A.; CUMMINS, R.; PERLMAN, M. (Ed.). *Functions: new essays in the philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- GODFREY-SMITH, P. A modern history theory of function. *Noûs*, v. 28, n. 3, p. 344-362, 1994.
- GODFREY-SMITH, P. Functions: consensus without unity. In: BULLER, D. J. (Ed.). *Function, selection, and design*. Albany: State University of New York Press, 1999.
- GRIFFITHS, P. Functional analysis and proper functions. *British Journal for Philosophy of Science*, v.44, p.409-422, 1993.
- HEMPEL, C. G. The logic of functional analysis. In: HEMPEL, C. G. *Aspects of scientific explanation, and other essays in the philosophy of science*. New York: Free Press, 1965. p. 135-175.
- KITCHER, P. Function and design. In: HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *Philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- MAYR, E. Los múltiples significados de teleológico. In: BARAHONA ECHEVERRÍA, A; MARTÍNEZ, S. (Ed.). *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998a.
- MAYR, E. *O desenvolvimento do pensamento biológico*. Brasília: UnB, 1998b.
- MILLIKAN, R. Biofunctions: two paradigms. In: ARIEW, A.; CUMMINS, R.; PERLMAN, M. (Ed.). *Functions: new essays in the philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- MILLIKAN, R. G. In defense of proper function. *Philosophy of Science*, v. 56, n. 2, p. 288-302, Jun. 1989.
- NAGEL, E. *The structure of science: problems in the logic of scientific explanation*. New York: Harcourt, Brace & World, 1961.

NEANDER, K *The narrow and the normative*. New York: New York University, [2007]. Disponível em: <<http://www.nyu.edu/gsas/dept/philo/courses/content/papers/neander.pdf>>. Acesso em: 27 abr. 2010.

NEANDER, K. Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense. *Philosophy of science*, v. 58, n. 2, p. 168-184, 1991a.

NEANDER, K The teleological notion of function. *Australasian Journal of Philosophy*, v. 69, n. 4, p. 454-468, 1991b.

NEANDER, K. Biological approaches to mental representation. In: GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. p. 561-577. (Handbook of the Philosophy of Science, v. 3).

NEANDER, K. Malfunctioning. In: BULLER, D. J. (Ed.). *Function, selection, and design*. Albany: State University of New York Press, 1999.

SCHWARTZ, P. H. Proper function and recent selection. *Philosophy of Science*, v. 66, n. s1, p. S210-S222, Sept. 1999.

Sober, E. *Philosophy of biology*. 2nd ed. Boulder: Westview Press, 2000.

WALSH, D. M. Fitness and function. *British Journal for the Philosophy of science*, v. 47, n. 4, p. 553-574, 1996.

WALSH, D.; ARIEW, A. A taxonomy of functions. In: BULLER, D. J. (Ed.). *Function, selection, and design*. Albany: State University of New York Press, 1999.

WRIGHT, L. Functions. *The Philosophical Review*, v. 82, n. 2, p. 139-168, Apr. 1973.

EL PROBLEMA DE LA ESPECIE A 150 AÑOS DE *EL ORIGEN*

Favio González*

1 Introducción

El *concepto de especie* ha generado uno de los debates fundamentales de la historia natural, la filosofía y la biología. La búsqueda de un concepto satisfactorio ha ido en paralelo con las escuelas de sistemática (evolutiva, fenética y filogenética) y ha producido de manera continua en las últimas cuatro décadas, numerosos artículos y más de una decena de libros (SLOBODCHIKOFF, 1976; VRBA, 1985; OTTE; ENDLER, 1989; ERESHEFSKY, 1992a; CLARIDGE et al. 1997; HOWARD; BERLOCHER, 1998; WILSON, 1999; WHEELER; MEIER, 2000; COYNE; ORR, 2004; HEY et al. 2005; STAMOS, 2007). A pesar de que no existe un consenso acerca de los atributos universales de la *especie*, ésta es considerada por muchos como la unidad básica en evolución (cf. ERESHEFSKY, 1992a; no obstante, cf. RIEPPEL, 1994), en sistemática y en biodiversidad (CLARIDGE et al. 1997).

Como unidad en sistemática, *la especie* es dual, ya que por una parte es *individualizable* por medio de características diagnósticas o *propiedades esenciales*, que se distinguen de los rasgos o *propiedades accidentales* que varían de un individuo y que por lo tanto, no forman parte de la esencia de la especie. Por otra parte, es *relacionable* con especies similares. Además, es la entidad taxonómica que marca el límite entre los procesos microevolutivos, en los cuales prevalecen las relaciones tocogenéticas (i. e. entre individuos de una misma especie) y los procesos macroevolutivos, propios de las relaciones filogenéticas interespecíficas; por lo tanto, la aplicación de uno u otro concepto de especie tiene efectos inmediatos y profundos en el estudio de los mecanismos de especiación.

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto C.

Es necesario distinguir la *especie-categoría*, para referirse al rango en la jerarquía lineana al cual se refiere la palabra especie (es decir, una agrupación biológica por debajo del nivel género y por encima del nivel subespecie); y la *especie-taxón*, para referirse a cada entidad concreta definida nominalmente como especie (es decir con un nombre propio; p. ej. *Homo sapiens*). De forma similar, género, subtribu, tribu, subfamilia, familia, etc., son categorías en una jerarquía, mientras que *Homo*, *Hominina*, *Hominini*, *Homininae*, *Hominidae*, etc... son los nombres propios correspondientes. A lo largo de la historia de la sistemática del siglo pasado, la *especie-categoría* es considerada, como cualquier otra categoría, artificial, mientras que cada *especie-taxón* es “real” en la medida que se aproxima a una agrupación observable en la naturaleza, a diferencia de cualquier taxón supraespecífico.

Es también necesario distinguir entre *concepto* y *definición* de especie. Un concepto de especie busca un conjunto de condiciones necesarias y suficientes presentes en los miembros que la conforman. Una *definición* es el criterio para la aplicación de un término (GHISELIN, 1997), por lo cual adquiere un sentido concreto ya que permite proponer o decir algo, en nuestro caso acerca de unidades biológicas con uno o más atributos morfológicos, genéticos, ecológicos o históricos, entre otros; así, se definen las agamospecies, las bioespecies, las cronoespecies, las especies genéticas, las morfoespecies, etc., que por sí mismas no son *conceptos*. Por ejemplo, una bioespecie se define como un grupo de individuos o poblaciones potencial- o realmente capaces de generar una descendencia; una cronoespecie se define para aquellos individuos que vivieron durante un periodo de tiempo (horizonte geológico) determinado, no necesariamente originados como resultado de diferentes eventos de especiación (SILVESTER-BRADLEY, 1956; TURNER, 1995; SCHOCH, 1986; y MICHAUX, 1995, entre otros). Las morfoespecies, las cronoespecies o las especies taxonómicas son artificial- o incompletamente constituídas debido a que las diferencias temporales o fenotípicas sobre las cuales se basan no son suficientes para definir la especie de manera apropiada (VRBA, 1985; MAYR, 1996; STAMOS, 2007).

El presente capítulo describe cronológicamente el desarrollo del debate acerca de *el concepto de especie*, en torno a las tres preguntas fundamentales: Son las especies reales o abstracciones de la mente humana?; son las especies individuos o clases?; es posible llegar a un concepto unificador de especie?

2 El Concepto

2.1 Conceptos pre-evolutivos

En general, estos conceptos fueron horizontales, es decir, atemporales, ahistóricos o sincrónicos; predominaba la intuición, usualmente basada en caracteres morfológicos externos y en compatibilidad reproductiva, dos criterios presentes en muy diversas culturas tradicionales (BERLIN, 1992; ATRAN, 1999).

De acuerdo a Mahner & Bunge (1997), tres escuelas marcan la historia del concepto de especie en la cultura occidental, el idealismo o tipologismo de Platón, el conceptualismo de Aristóteles y el nominalismo de Ockham. El idealismo sostiene que (a) todos los miembros de un taxón determinado comparten ciertas propiedades esenciales -el *eidos*, idea o esencia- que definen dicho taxón; (b) la especie se define mediante un arquetipo, es decir, una idealización o abstracción extraída de todos los miembros que comparten dichas propiedades esenciales; y (c) los miembros de una especie se asemejan al arquetipo sólo de manera imperfecta. El esencialismo -muchas veces sinonimizado con idealismo- perduró hasta la *Naturphilosophie* de los siglos XVIII y XIX, e implicaba, a la vez, inmutabilidad en el arquetipo y variabilidad -a manera de imperfección- de las *propiedades accidentales* de los organismos de una especie, ya que éstos rara vez son idénticos entre sí. No obstante, Amundson (2005) reconoce que las ideas pre-científicas de la especie fueron, más bien, dominadas por el transformismo, y argumenta que el fijismo fue un descubrimiento ocurrido en el S. XVIII, y que ni el esencialismo ni la tipología fueron cruciales en los conceptos del fijismo de las especies o en las clasificaciones naturales.

El conceptualismo, según Mahner & Bunge (1997), sostiene que la especie como jerarquía taxonómica es un *concepto* que a la vez es *no arbitrario* debido a que está representado por los caracteres que poseen en común los organismos que la conforman, estos últimos reales.

Finalmente, el nominalismo surge como una reacción al idealismo y con el tiempo adquiere, según Mahner & Bunge (1997) dos formas: la *tradicional* (presente en las obras de Buffon, Lamarck y Darwin) que sostiene que existen solamente organismos individuales y que las especies son únicamente convenciones nominales que responden a razones prácticas; y la *contemporánea (neonominismo)*, que advoca que las especies son individuos concretos, reales, no solamente nombres o conceptos (SOBER, 1980, 1993), además de ser entidades históricas (GHISELIN, 1974, 1981; GRIFFITHS, 1974; HULL, 1976, 1978, 1980, 1988, 1989; WILEY, 1978, 1980, 1981, 1989; KLUGE, 1990, entre otros).

Para el S. XVIII filósofos como Locke ya argumentaban en contra de la lógica aristotélica aplicada al concepto de especie y aceptaban que el reconocimiento y los límites de una especie son producto de la abstracción de la mente humana. Entre tanto, la definición de especie tuvo una elaboración importante durante el establecimiento del nominalismo en la época de Linneo. Muchos nominalistas tradicionales eran creacionistas, con lo cual se eludían supuestos acerca de la transmutación de las especies, a las que consideraban inmutables. Para Linneo (1751), una especie posee un carácter *esencial*, el cual es suficiente para distinguirla de sus congéneres. El supuesto de que *la esencia precede a la existencia* ha sido suficiente para catalogar a Linneo como esencialista; no obstante, esto ha sido cuestionada por autores tales como Mayr (1982), quien cuestiona el componente tipológico en el Linneo tardío, a juzgar por la exclusión de la frase "*nullae species novae*" de la edición de 1766 del *Systema Naturae* (MAYR, 1982) y por la *marginalia*

que Linneo hiciera en su propia copia de *Philosophia Botanica* respecto a la famosa frase “*Natura non facit saltus*”. También Müller-Wille (1998) argumenta que Linneo aceptó la variación interindividual — cualquiera que fuese su causa — y reconoció la formulación de las *leyes de generación* como factores de permanencia de las especies:

There are as many species, as there were different forms created by the Infinite Being at the beginning; which afterwards produced more forms, always similar to themselves according to laws of generation laid into them, so that we know of no more species than those which came into being initially. Therefore, there are as many species, as different forms or structures occur today, those [forms or structures] rejected, which locality or circumstances show to be not sufficiently distinct (Varieties) (Linneo, *Genera Plantarum*, 1737, citado por MÜLLER-WILLE, 1998, p. 116).

A lo largo de su extensa obra, Buffon — contemporáneo y antagonista de Linneo — elaboró la definición de especie. El primer enunciado de Buffon en relación a la especie (citado por FARBER, 1972, p. 260) hace referencia a la dificultad de establecer límites de especies debido a lo gradual de sus diferencias:

Nature progresses by unknown gradations and consequently does not submit to our absolute divisions when passing by imperceptible nuances, from one species to another and often from one genus to another. Inevitably there are a great number of equivocal species and in-between specimens that one does not know where to place and which throw our general systems into turmoil.

Existen elaboraciones posteriores del concepto de especie en la obra de Buffon:

It is neither the number nor the collectivity of similar individuals that make the species; it is the constant succession and the uninterrupted renewal of these individuals that constitute it. . . . Species is, therefore, an abstract and general word, which describes something that exists only by considering Nature in the succession of time and the constant destruction and the equally constant renewal of beings (citado y traducido por ROGER, 1997, p. 314).

Farber (1972, p. 266-267) advierte una aproximación esencialista en Buffon, pero enséguida advierte que el esencialismo allí contenido es solo aparente como se demuestra en la concepción misma que Buffon tenía de su ‘modelo’:

There exists in nature a general prototype in each species upon which all individuals are molded. The individuals, however, are altered or improved, depending on the circumstances, in the process of realization. Relative to certain characteristics, then, there is an irregular appearance in the succession of individuals, yet at the same time, there is a striking constancy in the species

considered as a whole. The first animal, the first horse, for example, was the exterior model and the internal mold from which all past, present, and future horses have been formed ... But this model, of which we know only copies, could alter or improve itself in imparting its form or in multiplying". (Species are) "the only divisions to be found in our work.... Each species -each succession of individuals that can successfully reproduce with each other - will be considered as a unit and treated separately... A species, then, is only a constant succession of similar individuals that can reproduce together.

Las ideas aparentemente creacionistas-fijistas al comienzo de la obra de Buffon viraron hacia la transmutación de las especies; en 1761, se cuestionaba no solamente como fueron originalmente las especies, sino cuántas especies se habrían 'perfeccionado' o 'degenerado' a causa de grandes eventos geológicos o climáticos (cf. FARBER, 1972; ROGER, 1997). En fin, el concepto de especie en Buffon tuvo un fuerte impacto en el ámbito intelectual de Francia en general, y en la biología en particular (FARBER 1972, p. 259). En abierto antagonismo con el filósofo Locke (quien consideraba el reconocimiento y los límites de las especies una abstracción de la mente humana), Buffon se aleja del nominalismo al incorporar, además de la similitud morfológica, experimentos de compatibilidad reproductiva como criterio para reconocer y delimitar las especies.

Durante el S. XIX ocurre un cambio fundamental en el desarrollo conceptual de la especie, ya que se comienza a incorporar la dimensión histórica de los linajes. Para Lamarck, la dificultad de definir especies radicó en el supuesto de que la naturaleza produce especies diferenciables por caracteres invariables, cuya existencia es tan antigua como la naturaleza misma; por lo tanto, las especies no serían reales (HULL, 1965). Entre tanto, De Candolle (1813, p. 193) definía la especie como:

la collection de tous les individus qui se ressemblent plus entr'eux qu'ils ne ressemblent à d'autres; qui peuvent par une fécondation réciproque produire des individus fertiles; et qui se reproduisent par la génération, de telle sorte qu'on peut par analogie les supposer tous sortis originairement d'un seul individu.

Para von Baer (1828), la especie es la agregación de individuos que están unidos por ancestría en común, esta última entendida como genealógica (es decir, tocogenética, no filogenética: cf. LOVEJOY, 1959; MAYR, 1982). La misma limitación se aprecia en la obra de Cuvier (1830), quien describe la especie como conformada por individuos que descienden de 'parentales' en común, todos ellos semejantes entre sí.

Lyell (1830-1833) trató de manera extensa algunos de los factores fundamentales para el concepto de especie, discutió las teorías lamarckianas y retomó la definición de

Lamarck para defender la realidad de las especies, aunque su aproximación fue también esencialista y creacionista:

The name of species, observes Lamarck, has been usually applied to “every collection of similar individuals, produced by other individuals like themselves ... It appears that species have a real existence in nature, and that each was endowed, at the time of its creation, with the attributes and organization by which it is now distinguished (LYELL, 1830-1833, p. 184).

El esencialismo-creacionismo de autores como Owen & Agassiz dominaron las décadas previas a la teoría evolutiva. Para Owen (1837), cada especie existe desde su creación, y aunque los individuos perecen, la especie permanece hasta que desaparecen los individuos reproductivos, ya que el género no tendría el poder de reproducir la especie, ni la familia el poder de reproducir el género. Por su parte, Agassiz (1857, p. 249-250), en su empeño por defender que las especies eran ideas de un creador, anotaba:

It is generally believed that nothing is easier than to determine species; and that, of all the degrees of relationship which animals exhibit, that which constitutes specific identity is the most clearly defined. An unfailing criterion of specific identity is even supposed to exist in the sexual connexion, which so naturally brings together the individuals of the same species in the function of reproduction. But I hold that this is a complete fallacy, or at least a *petitio principii*, not admissible in a philosophical discussion of what truly constitutes the characteristics of species.

2.2 A partir de la teoría evolutiva

Las contribuciones de Lamarck, Darwin y Wallace ocurren en un periodo en el cual la homología estructural era el criterio de comparación fundamental en biología. Los primeros evolucionistas consideraban que las unidades taxonómicas reales deben ser designadas por sus propiedades esenciales (HULL 1965; no obstante, de acuerdo a HULL, 1965, Lamarck y Darwin fueron tipologistas sólo en el sentido de retener la definición aristotélica de especie). A pesar de la influencia esencialista en dichos autores, sus contribuciones fueron cruciales para conectar históricamente a los nominalistas tradicionales y a los neonominalistas (MAHNER; BUNGE, 1997) y para presentar los fundamentos teóricos y la evidencia empírica de que las especies no eran inmutables; por lo tanto, se debían buscar las causas de la variación de los organismos, y la explicación al porqué, a pesar de dicha variación, mantienen similitudes entre ellos.

En 1857, el zoólogo y geógrafo ruso Severtsov (citado por TODES, 1989, p. 150), influenciado por las contribuciones de Geoffroy Saint-Hilaire, anticipó varios criterios cruciales al problema de la especie, entre ellos lo que ahora se conoce como especies parentales, especies hijas, o especies hermanas:

A species is an organic ensemble or a collectively organized being, like an individual. It lives in a series of generations, just as the individual loses and renews the cells and fibers that compose its body. It has its ages, its successive phases of development; it is modified in its entirety, as was maintained by Et. Geoffroy Saint-Hilaire. It generates derivative species which are transformed from initial, individual varieties into stable races, but which are linked by individuals with intermediate characteristics. They subsequently become completely separate. Depending on the local conditions of existence ... the original type either continues to exist alongside the derivative forms or disappears; but these derived species always maintain in their characteristics a trace of a common descent, resembling one another more than they do the neighboring forms which constitute the genera and which were perhaps produced in the same manner.

A pesar de que varios autores (especialmente Mayr) han señalado que Darwin no ofreció una definición satisfactoria de especie ni de los procesos de especiación, es innegable que su obra aportó bases ontológicas y empíricas cruciales para el debate acerca del problema de especie y para el surgimiento de los modelos de especiación. Darwin integró muchos de los elementos críticos en las discusiones actuales, tales como la hibridación, la homología por ancestría en común, la domesticación, el aislamiento geográfico, la selección, la adaptación, la variabilidad, los cambios en el desarrollo del organismo, y la extinción, entre otros. A lo largo de su obra, Darwin parece haber estado en conflicto respecto al concepto de especie; al comienzo adoptó un concepto de especie que, por estar basado en el aislamiento especies cercanamente relacionadas (cf. SULLOWAY, 1979), ha sido considerado pionero en la aplicación del actual concepto biológico (cf. KOTTLER, 1978). Stamos (2007) señala que para Darwin, el aislamiento reproductivo entre especies, la fertilidad entre individuos y la ocupación de un mismo nicho fueron factores menores en la delimitación de las especies. En efecto, aunque reconoció en la hibridación un factor limitante en la especiación (debido a infertilidad), la presentó como evidencia en contra del creacionismo, no como una posible causa de especiación o un criterio para delimitar especies (KOTTLER, 1978); la hibridación comenzó a ser examinada como mecanismo de especiación apenas a comienzos del S. XX (cf. LOTSY, 1916; ARNOLD, 1997; LINDER; RIESEBERG, 2004).

Darwin señaló, en muy diversos apartes de su obra, que las variedades son solo “especies pequeñas” o que las especies son “solamente variedades permanentes y fuertemente marcadas”; es decir, grupos de individuos que difieren bastante y de manera irreversible de otros individuos; y reconoce de manera reiterativa la arbitrariedad de las especies como unidades de conveniencia pero no como entes reales:

I look at the term species, as one arbitrarily given for the sake of convenience to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not

essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, and for mere convenience sake. (1859, p. 52).

In short, we shall have to treat species in the same manner as those naturalists treat genera, who admit that genera are merely artificial combinations made for convenience. This may not be a cheering prospect; but we shall at least be freed from the vain search for the undiscovered and undiscoverable essence of the term species (1859, p. 485).

De la segunda citacion se deduciría que si lo que aplica en *a* (género) también aplica en *b* (especie), y lo que aplica en *b* también aplica en *c* (variedad), entonces lo que aplica en *a* (género) también aplica en *c* (variedad). Dicho argumento tiene que ver con el debate de si la especie es un individuo o una clase y con la falta de claridad en ese entonces para discernir entre tocogenia y filogenia. No obstante, y a pesar de que la obra de Darwin no aclaró los límites entre tocogenia y filogenia, fue crucial para ofrecer otras alternativas al esencialismo prevalente en ese entonces (AMUNDSON, 2005, p. 31).

La llamada *Estrategia de Darwin* (cf. BEATTY, 1985; ELDREDGE, 1999; STAMOS, 2007) consistió en reemplazar el concepto de 'realidad de la especie' por el de 'variación'. Bajo la sospecha de que *real* fuese indicio de *inmutable*, la aparente arbitrariedad en la existencia de la especie sería más permisiva al momento de cuestionar la inmutabilidad de las especies. A la vez, distinguió la *especie-taxón* (que sería real) y *especie-categoría* (que sería arbitraria) y recurrió a la arbitrariedad de esta última para defender de manera satisfactoria la transmutación gradualista de la *especie-taxón*; si esta última ya no se definiría por su *esencia* sino por su *variación*, entonces se haría imposible defender la existencia de los límites de la *especie-categoría*. El gradualismo favorecía el nominalismo, en tanto que el reconocimiento de especies reales, fijas y definidas, favorecía el esencialismo; así, reemplazó el arquetipo por el ancestro (BEATTY, 1985; ELDREDGE, 1999; STAMOS, 2007). A pesar del fuerte indicio nominalista de Darwin al referirse reiteradamente a las especies como arbitrarias, para él la especie seguía siendo una entidad real aunque histórica. En respuesta al criticismo de Agassiz, Darwin escribía (en carta a Asa Gray, 11 Ago 1860):

I am surprised that Agassiz did not succeed in writing something better. How absurd that logical quibble "*If species do not exist, how they can vary?*" As if anyone doubted their temporary existence. (La cursiva, mía, señalar la anotación de Agassiz).

En una profunda y crítica reinterpretación del concepto de especie y de la dualidad entre el Darwin nominalista *versus* el Darwin esencialista, Stamos (2007) argumenta que la recurrente afiliación nominalista en *El Origen* tanto para la *especie-individuo* como

para la *especie-categoría*, se desvanece con los argumentos de Ghiselin, Beatty y el mismo Stamos. Ghiselin (1969) rescata, por lo menos, a la *especie-individuo* como real en la obra de Darwin; Beatty (1985) propone que la aparente posición nominalista fue esencial en su *Estrategia*; por su parte, Stamos (2007) defiende que a lo largo de su obra, Darwin consideró reales tanto a la *especie-taxón* como a la *especie-categoría*, y que concibió las especies como entidades fundamentalmente horizontales, aunque nunca excluyó su naturaleza histórica; dicho argumento, acepta Stamos (2007), va en contra de la *especie-individuo* recurrentemente defendida por Ghiselin (1974, 1997) y Hull (1978, 1989), y sobre todo, de la consecuente formulación de los conceptos filogenéticos de especie (cf. Tabla 1).

Bajo el reciente efecto de *El Origen*, Lyell finalmente aceptó la transmutación y la naturaleza histórica de las especies (COLEMAN, 1962). Lyell (1863, p. 304) reconoció la incorporación del factor tiempo en la obra de Lamarck:

From the time of Linnaeus to the commencement of the present century, it seemed a sufficient definition of the term species ... that "a species consisted of individuals all resembling each other, and reproducing their like by generation... Lamarck therefore proposed that the element of time should enter into the definition of a species, and that it should run thus: "A species consists of individuals all resembling each other, and reproducing their like by generation, so long as the surrounding conditions do not undergo changes sufficient to cause their habits, characters, and forms to vary".

2.3 De Darwin a Hennig: Hacia la delimitación entre tocogenia y filogenia

El efecto de la teoría evolutiva en el concepto de especie fue profundo, no solamente porque se cuestionó el esencialismo sino también porque se indagó acerca del nivel de organización biológica (individual, poblacional o específica) en el cual ocurre la evolución. Una vez descifrados los mecanismos de la herencia, se esclarecieron las diferencias entre *tocogenia* (relaciones genealógicas entre individuos de la misma especie, cuyos rasgos pueden variar de una generación a otra) y *filogenia* (relaciones entre dos o más especies cercanamente relacionadas a través de *caracteres compartidos y derivados*, inmunes a variación tocogenética). Dicha distinción debió esperar casi 100 años luego de la publicación de *El origen*. De hecho, Haeckel (1876), quien reconocía a la especie como un individuo (MAYR, 1996), le asigna una importancia quizás exagerada a la herencia de los caracteres adquiridos en la teoría de la evolución, a la vez que aplica el concepto de *monofilia* (término acuñado por él; actualmente un *grupo monofilético* se refiere a un linaje que incluye un ancestro en común y todas las especies o grupos supraespecíficos derivados de éste) tanto a nivel intraespecífico (p. ej. las razas humanas) como interespecífico (p. ej. las clases de plantas con semilla). Al respecto, Sober (1980, p. 379) indica:

At the same time that evolutionary theory undermined the essentialist's model of variability, it also removed the need for discovering species essences... The essentialist searched for a property of *individual organisms* which is invariant across the organisms in a species. The Hardy-Weinberg law and other more interesting populations laws, on the other hand, identify properties of *populations* which are invariant across all populations of a certain kind. In this sense, essentialism pursued an individualistic (organismic) methodology, which population thinking supplants by specific laws governing objects at a higher level of organization.

De acuerdo a Amundson (2005), el concepto de herencia se desarrolló durante el S. XIX debido al interés que despertó la selección natural, pero fue inicialmente concebido como parte de la embriología; la separación entre herencia y desarrollo se logra a comienzos del S. XX, a la vez que la herencia se incorpora, a través de la Nueva Síntesis, como un elemento fundamental en la (micro)evolución. Por ejemplo, Haldane (1938, p. 94) concluyó:

there is no evidence that at any rate closely related species differ in a manner qualitatively diverse from varieties. In fact Darwin was correct in regarding varieties as incipient species. But while varieties often differ in respect of one or a few genes, species may differ in respect of hundreds.

Los procesos biológicos restringidos al ámbito intraespecífico (microevolutivo) son, en efecto, susceptibles a ser examinados mediante leyes como la de Hardy-Weimberg o la regla de Haldane (aunque esta última, por ejemplo, se hace inaplicable en plantas). Así, mientras que una especie es *el individuo* (unidad básica) en su filogenia, es *el universo* en su propia genealogía. En este punto, es de mencionar a Boyd (1999, p. 145):

I offer an alternative to the positivistically motivated conception of natural kinds and their essences, and explain why, in the light of this alternative, biological species properly count as natural kinds, defined by real essences, even if in some sense they are also like paradigm cases of individuals.

2.4 Conceptos actuales

Los conceptos de especie han proliferado de manera vertiginosa desde los 1970's (Tabla 1), cuando eran reconocidos dos o tres conceptos, hasta fines de los 1990's en los que, por ejemplo, Mayden (1997) logra distinguir veinticinco. Cada concepto tiene su propio grado de aplicabilidad u operatividad y su propio componente teórico; por ejemplo, el concepto fenético surgió para definir las especies mediante factores atemporales es altamente operativo (cf. DOYEN; SLOBODCHIKOFF, 1974; HAILMAN, 1995) pero su contenido teórico es limitado o nulo; por su parte, los conceptos basados

en reproductividad o en cohesión son de baja aplicabilidad, y el concepto evolutivo posee una elevada carga teórica debido a que incorpora una dimensión histórica o temporal, pero su aplicabilidad es limitada (HULL, 1997). En síntesis, Hull (1997) resalta que los conceptos con alta carga teórica tienden a ser poco operativos, y que en la medida que los conceptos se tratan de hacer más operativos, pierden significancia teórica.

Debido a la relevancia que han tenido en la historia de la biología y en las escuelas de sistemática, dos grupos de conceptos (biológico y filogenético) serán brevemente comentados enseguida. Descripciones detalladas de los restantes conceptos de especie se encuentran en Mayden (1997).

2.5 Conceptos 'biológicos'

Los inicios de los conceptos biológicos de especie pueden considerarse innatos en el pensamiento humano, y se fundamentan en la ocurrencia de reproducción bisexual. Para el S. XVII, dicha reproducción ya era un atributo incorporado en el concepto de especie, en obras tales como las de John Wilkins o John Ray. Wilkins (1668, p. 164-165) mencionaba:

I do not mention the Mule, because't is a mungrel production, and not to be reckoned as a distinct species"... "And tho it be most probable, that the several varieties of Beeves, namely that which is stiled *Urus*, *Bisons*, *Bonasmus*, and *Buffalo*, and those other varieties reckoned under sheep and goats, be not distinct species from bull, sheep, and goat; thete being much less difference betwixt these, then there is betwixt several dogs.

Por su parte, Ray (1686), partícipe del proyecto de Wilkins (1668), cuestionó la inmutabilidad de las especies y reconoció la necesidad de establecer criterios para distinguirlas, entre ellos el aislamiento reproductivo. Ray empleó la perpetuación de caracteres a lo largo de las generaciones para distinguir una "buena especie"; si en dicha perpetuación las plantas de una misma especie varían, tal variación debía ser considerada accidental e insuficiente para distinguir dos o más especies; en otras palabras, la reproducción sería un criterio mas importante que la variación fenotípica.

El concepto biológico más conocido y discutido se basa en el aislamiento como factor fundamental, y se ha desarrollado a través de la secuencia de las siguientes autores: Buffon > Darwin (temprano) + Wallace > Jordan + Poulton (cf. POULTON, 1908) + Plate + Stressmann > Lotsy > Dobzhansky + Mayr. Posteriormente, el *concepto por reconocimiento*, propuesto inicialmente por Paterson (1985), incorpora la especiación por refuerzo de mecanismos de aislamiento (Tabla 1). Aunque los dos están basados en la consideración de que las especies son comunidades con reproducción bisexual (ELDREDGE, 1995), la diferencia fundamental consiste en que mientras que el primero se basa en *aislamiento entre poblaciones*, el segundo se basa en el reconocimiento de individuos *dentro de una po-*

blación por medio de un sistema de entrecruzamiento en común. Aunque aparentemente contradictorios (cf. COYNE et al. 1988), estos conceptos son, más bien, complementarios ya que el concepto biológico aplica a *dos o más poblaciones* alopátricas, en tanto que el concepto por reconocimiento se basa en la coherencia reproductiva *intrapoblacional*. En efecto, Templeton (1989) los describe como dos caras de la misma moneda.

Los conceptos biológicos de especie no aplican a organismos de reproducción asexual o unisexual, que paradójicamente forman un gran porcentaje de la diversidad del planeta. Las especies no bisexuales no son la causa del *problema de especie*. Por lo tanto, así se reduzcan los conceptos de especie solamente a organismos bisexuales, el problema se mantiene. Son frecuentes las definiciones extremas que cuestionan, ignoran o niegan la existencia de especies con reproducción no bisexual; por ejemplo, Cowan (1962, p. 451-452) señalaba que no existen especies de microbios y que es imposible definir las excepto en términos nomenclaturales, y Hennig (1966) reduce el problema a un caso especial de la sistemática. Por su parte, Vrba (1985) le confiere la cualidad de especie únicamente a entidades que contengan organismos reproducidos sexualmente, por lo cual la reproducción sexual sería la condición *sine qua non* de la existencia de las especies. No obstante, Hull (1980, p. 327-328) argumenta:

In the vast majority of animal species, species (or species-lineages) form constantly branched trees. In plants, they continue to anastomose. Eventually, however, even plant species form trees. . . . Advocates of the biological species concept have long claimed that strictly asexual organisms do not form species, an assertion that has seemed overly chauvinistic to some. However, the point is that strictly asexual organisms form no higher-level entities; organism-lineages are the highest-level lineages produced. They alone evolve as a result of replication and interaction. Just as not all organisms form colonies, there is no reason to expect all organisms to form species. Or put in the opposite way, these organism-lineages *are* the species in asexual organisms.

En respuesta a la visión reduccionista de especies únicamente a organismos de reproducción bisexual, Mishler & Brandon (1987, p. 407) defienden la necesidad de un concepto filogenético de especies, cuyo espectro es aplicable tanto a especies bisexuales como a organismos cuya reproducción unisexual o asexual:

One proposed solution has been to deny that such [asexual] organisms form species. This *reductio ad absurdum* of the biological species concept demonstrates how a monistic ranking (and grouping) concept based on interbreeding criteria can obscure actual patterns of diversification. One of us (B. D. M.) happens to work on a genus of mosses, in which frequently sexual, rarely sexual, and entirely asexual lineages occur. The interesting thing is that the asexual lineages form species that seem comparable in all important ways

with species recognized in the mostly asexual lineages and even in the sexual lineages.

2.6 Conceptos filogenéticos

Una de las cuestiones que permanece desde Severtsov y Darwin, es la pregunta de si una especie original se extingue durante un proceso de especiación, o si existen criterios para discriminar entre una especie 'original' ('parent species' *sensu* Darwin; 'stem species' *sensu* Hennig 1966) y una especie 'hija':

if a variety were to flourish so as to exceed in numbers the parent species, it would then rank as the species, and the species as the variety; or it might come to supplant and exterminate the parent species; or both might co-exist, and both rank as independent species (DARWIN, 1859, p. 52).

El supuesto de que una especie se origina a partir de un evento de especiación y finaliza con un evento de extinción o con un evento de especiación subsecuente y, por lo tanto, una especie ancestral siempre desaparece cuando ocurre especiación (cf. WILEY, 1978), es fundamental en los conceptos evolutivo y filogenético de especies, ya que si la evolución afecta de manera irreversible a unidades discretas (tales como las especies), entonces resulta una jerarquía de taxones y de los caracteres que generan dicha jerarquía (cf. HENNIG, 1966; DAVIS, 1996, 1999; GHISELIN, 1997; una extensa literatura al respecto se encuentra en BELL, 1979). Hennig (1966) acepta la 'desaparición o extinción' de una especie 'ancestral' mediante la disrupción de las relaciones tocogenéticas y la subsecuente formación de especies 'hijas', y describe las especies como:

relatively stable complexes that persist over long periods of time, but they are not absolutely permanent. Modern genetics tells us how new species arise: new gaps arise in the genealogical relations as a result of reproductive isolation. These gaps delimit new species. (HENNIG, 1966, p. 19).

Con el auge de la sistemática filogenética, han surgido cuatro conceptos filogenéticos de especie, basados en cladogénesis, en caracteres diagnósticos, en monofilia, o en genealogía o historia evolutiva (Tabla 1; para un debate detallado entre estos conceptos y los conceptos biológicos y evolutivos se encuentra en WHEELER; MEIER, 2000); debido a que se basan en hipótesis de parentesco, todos ellos consideran a las especies como entidades históricas. A pesar de una aparente contraposición entre el concepto basado en caracteres diagnósticos y el basado en la historia evolutiva, una aproximación pluralista podría explorar si son complementarios, ya que el primero se basa en potencialmente autapomorfías (i. e. caracteres derivados y únicos) potenciales, y el segundo en caracteres cuya informatividad filogenética es más 'profunda' e incluiría también las sinapomorfías (i. e. caracteres derivados y compartidos entre dos o más taxones). Mientras que el

concepto filogenético de especie basado en monofilia es operativo en la medida que se hace repetible y evaluable, el basado en caracteres diagnósticos es menos operativo ya que depende, en cierta forma de la agudeza, intuición o subjetividad del especialista al momento de escoger los caracteres que sustenten la diagnosis (HULL, 1997). El concepto basado en monofilia ha sido criticado por varios autores (e.g. NIXON; WHEELER, 1992; LUCKOW, 1995; DAVIS, 1996, 1999) debido a que la monofilia no es demostrable por debajo del nivel de especie, ya que a este nivel no hay estructura filogenética.

En una gran cantidad de análisis cladísticos se suele excluir *a priori* las autapomorfias, debido a que no poseen informatividad filogenética. No obstante, éstas son fundamentales al momento de aplicar el concepto filogenético de especie basado en caracteres diagnósticos. Excluir las autapomorfía impide, también, poner a prueba, entre otras, la 'regla de desviación' propuesta por Hennig (1966, p. 207), la cual predice que cuando una especie ancestral se divide, una de las dos especies 'hijas' tiende a diferenciarse más que la otra. Una modificación que tiene en cuenta la asimetría causada por extinción de uno de dos linajes se conoce como el concepto de especie *internodal* (KORNET, 1993), que puede resumirse como un grupo de organismos que comparten una membresía en común dentro de una red genealógica entre dos eventos de cladogénesis o entre un evento de cladogénesis y uno de extinción.

2.7 Es posible jerarquizar los conceptos de especie?

Existen varias propuestas de clasificar y jerarquizar los conceptos de especie. Mayr (1970) reconoce tres criterios primarios: el tipológico o esencialista, según el cual la especie (o forma) se define por su esencia; el nominalista, que niega la existencia de universales 'reales', incluida la especie, a la que se le considera una abstracción de la mente humana; y el biológico, basado en una cohesión genética mediada por reproducción bisexual exitosa. Por su parte, Slobodchikoff (1976) admite dos criterios, el tipológico y el biológico, en tanto que Kitcher (1984b) clasifica los conceptos en históricos, basados en diferencias morfológicas, ecológicas o reproductivas; y estructurales o ahistóricos, basados en similitud genética, cromosómica u ontogenética. Luckow (1995) divide los conceptos en mecanicistas e históricos; los conceptos mecanicistas se basan en el proceso de especiación, y por lo tanto, carecen de universalidad y de falseabilidad, ya que dependen de cómo ocurre la especiación en casos particulares; en contraste, los conceptos históricos son basados en el patrón de diversificación y por lo tanto son más generales y permiten examinar *a posteriori* los proceso de especiación.

Vrba (1995) señala cuatro criterios fundamentales para categorizar los conceptos de especie (reconocimiento, aislamiento, cohesión y monofilia) y prefiere el concepto por reconocimiento (Tabla 1), en tanto que descarta el concepto biológico — por estar basado solamente en aislamiento- y los conceptos filogenéticos, cuya aplicación considera inconsistente. Por su parte, Claridge et al. (1997), entre otros, reconocen dos

grandes categorías, los conceptos biológicos y los filogenéticos *sensu lato*. Además de estas dos categorías, Hull (1997) reconoce una tercera, basada en definiciones politéticas (similitud por distintos criterios más o menos seleccionados *ad hoc*) que implican que cualquier grupo de organismos puede ser clasificado de varias formas indefinidamente usando técnicas de agrupamiento. Por su parte, Mayden (1997) propone una compleja jerarquía cuyo principal criterio *ad hoc* es el concepto evolutivo (véase HULL, 1999, para un criticismo al respecto).

3 Universalidad (generalidad), monismo y pluralismo en el concepto de especie

La *especie-categoría* no es homogénea, dado que no existen atributos generalizados o universales para las *especies-taxón*. Por ejemplo, mientras que para reconocer ciertas especies la reproductividad o la morfología externa resultan ser cruciales, el reconocimiento de otras especies puede estar basado en caracteres no reproductivos, caracteres internos o conductuales, o factores ecológicos. Por lo tanto, no es posible aplicar todos los criterios a todas las especies, debido al grado de universalidad y de empiricismo propio de cada concepto. Por ejemplo, el concepto fenético de especie posee una alta universalidad debido a que se puede aplicar a numerosos organismos, mientras que el concepto por reconocimiento es de baja universalidad, debido a que aplica únicamente a organismos con reproducción sexual (HULL, 1997) pero no en especies donde ocurren procesos biológicos atípicos tales como polimorfismos (variación intraespecífica de caracteres), alternancia de generaciones (p. ej. haploide/diploide) a lo largo del ciclo de vida, cambios intraespecíficos o aún intraindividuales en el número de cromosomas, hibridación, especiación simpátrica (es decir el origen de dos o más especies en un mismo lugar), etc. Por otro lado, algunos conceptos, por ejemplo el biológico o el fenético, se consideran monistas debido a que se basan en criterios *únicos* tales como el aislamiento o la similitud total, respectivamente (cf. HULL, 1997) que prevalecerían sobre cualquier otro criterio.

Aunque existen numerosas cualificaciones para favorecer uno u otro concepto ("el mejor", "el más racional", "el más útil", "el único capaz de", "el correcto"; véase Cra-craft, 2000), estas apreciaciones por lo general responden a argumentos subjetivos o autoritarios. Por ejemplo, al defender su CONCEPTO biológico, Mayr (1996) cataloga otros conceptos como insuficientes o erróneos. La defensa de un concepto no es razón válida para demostrar que los demás conceptos sean erróneos. Tanto desde el punto de vista biológico como filosófico, es un reto buscar la complementariedad de los conceptos, por la naturaleza misma del problema de la especie, bajo un escenario pluralista:

Since all the common species concepts depend upon prospective narration, it is impossible for any of them to be applied with precision (O'HARA, 1993, p. 231).

Even if everyone agreed on what counts as a good species concept, no one concept is clearly superior to all the others — and not everyone agrees on what general criteria characterize a good species concept (HULL, 1997, p. 376-377).

En respuesta a la proliferación de conceptos y a la baja universalidad de algunos de éstos, varios autores han propuesto una aproximación pluralista al problema de especie, debido a que se pueden requerir varios conceptos a la vez para delimitar, descubrir, nombrar y examinar las especies (RUSE, 1969, 1987; DUPRÉ, 1981; MISHLER; DONOGHUE, 1982; KITCHER, 1984a, 1984b, 1987; MISHLER; BRANDON, 1987). El pluralismo implica que dos o más criterios aporten de manera simultánea a una solución.

Aunque la tendencia pluralista con respecto al concepto de especie ha recibido buena acogida (cf. STAMOS, 2007), también ha recibido fuertes críticas desde la filosofía. Por ejemplo, Ereshefsky (1992b, 1998) argumentó que no es teóricamente útil y que debe ser abandonado y reemplazado por soluciones más precisas. Existen varias aproximaciones al pluralismo. En la más conservativa, Ruse (1969, 1987) propone que cada explicación parcial es bienvenida si favorece una coincidencia de dos o más conceptos de especie. En una propuesta menos conservativa, Mishler & Donoghue (1982) y Mishler & Brandon (1987), basados en su propio concepto filogenético de especie (Tabla 1) reconocen que pueden ser aplicados distintos conceptos de especies a diferentes taxones, debido a que los factores o caracteres cruciales no siempre son los mismos en el transcurso de la evolución de cada taxón.

Dupré y Kitcher proponen dos elaboraciones al pluralismo, en extremo liberales (ERESHEFSKY, 1992b). Dupré (1981, 1999) describe su propia aproximación como una forma de *'realismo promiscuo'* en la medida que se basa en relaciones de similitud para distinguir las clases de organismos (*realismo*), todas con el mismo peso específico, y rechaza cualquier aproximación monista, entre otras cosas, debido a que los límites de las especies no son precisos. Kitcher (1984a, 1984b, 1987, 1989) también defiende un pluralismo que tiene en cuenta tanto los conceptos históricos como los estructurales o ahistóricos. Siguiendo a O'Hara (1993), de Queiroz (1999) reconoce que una solución apropiada al problema práctico de especie es simplemente aceptar las ambigüedades inherentes a los límites de las especies.

Ereshefsky (1992b) argumenta que el concepto filogenético de especie de Mishler & Donoghue (1982) y de Mishler & Brandon (1987), por una parte es monista debido a que se basa en un único criterio — monofilia —, y por otra parte es pluralista debido a que existen diferentes tipos de procesos que causan la diversificación de las especies y que, por lo tanto, podrían generar dos o más taxonomías incompatibles entre sí. En consecuencia, argumenta a favor de conceptos más precisos de especie, debido a que el pluralismo de conceptos de especie no es teóricamente útil y debe ser abandonado y reemplazado por aproximaciones más precisas; así, propone un *"pluralismo eliminacio-*

nista", en respuesta al supuesto de que el árbol de la vida está segmentado por procesos evolutivos diferentes y que cada una de las taxonomías resultantes es internamente consistente.

El pluralismo eliminacionista de Ereshefsky (1992b, 1998) es criticado por Brigandt (2003, p. 1314), quien resalta la necesidad de considerar el concepto de especie y la categoría *especie* como un "investigative kind concept":

I argue against Ereshefsky's tenet that the species concept is theoretically useless and that it does not denote a kind. While not questioning pluralism and Ereshefsky's main arguments for it, I defend the species concept from a perspective that uses different criteria for when a concept is useful. ... The species concept figures in theories across different biological branches and in this manner sets the standards for what counts as an adequate concrete species concept. ... The use of the term 'species concept' for one of the concrete concepts is not just a linguistic habit that has no conceptually and theoretically interesting explanation. Instead, it is still a real question as to whether a concept is a species concept. The species concept is important for motivating concrete definitions of species and understanding their theoretical role.

No obstante, la disyunción entre los conceptos que nacen a partir de la biología y aquellos que nacen a partir de la filosofía, hacen que la afiliación al pluralismo sea también bastante complicada (HULL, 1999), debido a que los conceptos teóricos y los empíricos pueden llegar a discrepancias fundamentales. El criticismo de Hull (1999, p. 44) se basa en la proliferación excesiva de conceptos:

Too many alternatives present themselves, and there seem to be no way to decide among them. During these times, a strong dose of monism is called for to help prune the tree of knowledge. With respect to the species problem right now, the situation clearly seems to exemplify the second extreme. We are drowning in a sea of species concepts. Hence, scientists are justified in being more monistic than they have in the past. Perhaps more than one species concept is justified, but twenty-two?

4 El Problema

4.1 Son las especies reales? Nominalismo versus esencialismo versus realismo

Los *nominalistas* consideran que los conceptos son abstracciones sin representación en lo real, por lo cual niegan la existencia de *universales* reales; para ellos, únicamente los individuos existen, y las especies son elaboraciones de la mente humana. Por su parte,

los *realistas* le asignan a la especie una representación en lo real, es decir, que el mundo y sus componentes existen por

sí mismos, sin importar que exista una mente que conceptúe acerca de ellos. Si la pregunta acerca de la realidad de las especies es el núcleo del problema de especie, la pregunta de si las especies son *clases* o *individuos* es nucleólo del mismo, y refleja el debate entre nominalismo y esencialismo. Existe un común denominador entre el nominalismo y el realismo: Las especies son *clases* (*universales*) naturales (cf. RUSE, 1987; GRIFFITHS, 1999), espacio-temporalmente irrestrictas. No obstante, el nominalismo implica que los individuos que conforman una clase son “reales”, pero la clase misma no lo es (cf. GHISELIN, 1997); entonces, si las especies no son reales, ¿cómo podrían entonces extinguirse o evolucionar? Varios autores defienden la propuesta de considerar las especies como *individuos* caracterizados por ser espacio-temporalmente continuas, con coherencia interna y asociadas a una ancestría en común (GHISELIN, 1974, 1997; GRIFFITHS, 1974; HULL, 1976, 1977, 1978, 1989; MAYR, 1976, 1996; WILEY, 1978, 1980; ELDREDGE; CRACRAFT, 1980; ELDREDGE, 1985; VRBA, 1985; MISHLER; BRANDON, 1987; HORVATH, 1997). Al respecto, Ghiselin (1974) define cuatro propiedades en una especie: (1) sus nombres son propios; (2) no puede haber ejemplos de sí mismas; (3) no tienen propiedades definidas (*‘intensions’*); y (4) los organismos que las constituyen son subunidades, partes, no miembros.

Considerar la especie como individuo ha sido fundamental para integrar la teoría evolutiva y la sistemática filogenética (HORVATH, 1997), debido a que adquiere el carácter de unidad evolutiva y filogenética. Al respecto, Rieppel (1994, p. 46) señala:

The Modern Synthesis and its later amendments have not successfully resolved the conflict between nominalism and essentialism, and hence are stuck with a debate about the ‘species problem’ which is a logical rather than an empirical issue. .. So why not cut the Gordian knot by admittinf that species do not, in fact cannot exist in an evolving world, and that species are in fact what they have always been: a conceptual tool in the attempt to master biological diversity.. Species do not evolve, but evolution takes place within species. In other words: the notion of species does not differ in any fundamental sense from the notion of genus, family, and order, etc. except by the level of inclusiveness in the hierarchy of types and subtypes.

5 Las disociaciones

5.1 Entre biología y filosofía

La asociación entre biología y filosofía ha contribuido de manera significativa a la discusión del *problema de especie*; no obstante, mientras que el *problema* es más universal

para los filósofos, los biólogos en nuestro ámbito se dedican más a la tarea de describir que a la de conceptualizar, lo cual ha generado un alejamiento de las biología teórica y empírica. El concepto de especie va más allá de los métodos operativos para reconocerlas en la naturaleza; uno de los objetivos al abordar el debate es la búsqueda de conceptos en los que haya cabida para la variación, la diferenciación, la clasificación y la identificación de ciertos factores comunes a lo que es una especie, independiente de si se trata de una palma, un pez o una bacteria; el concepto de especie debe estar basado en la coherencia histórica de los caracteres, cualquiera que sea el mosaico de sus combinaciones en la naturaleza. A pesar de enfoques pluralistas en el problema de la especie, es imperativo que dicho problema siga siendo abordado conjuntamente por biólogos y filósofos:

As an example of philosophy within scientific theory this analysis and reinterpretation of the concepts of *species*, *variety*, and *genus*, might be compared with Einstein's analysis of *motion* and *simultaneity* in relativity theory. In both cases the analysis is required by the theory. In both cases it had been to a greater or lesser extent anticipated by a philosopher before it was reworked and put to use by a scientist. (FLEW, 1998, p. 79).

5.2 Entre la teoría y la práctica

La taxonomía tradicional suele enmascarar el problema de la especie, y favorece el mecanicismo, el autoritarismo o la narrativa en la descripción de nuevas taxa; las descripciones de "especies nuevas para la ciencia" abundan en la bibliografía actual, pero casi siempre los autores evaden por completo la pregunta de lo que es una especie o de cuál concepto de especie fue aplicado; es decir, se pueden describir nuevas especies sin haberse preguntado lo que es una especie; McDade (1995) llama la atención en que muchos monografistas no discuten los conceptos de especie, ni los criterios para tomar decisiones acerca de los límites de una especie o de taxones infraespecíficos.

Lo anterior se agrava en la medida que las unidades de estudio de los taxónomos (las especies) se describen en la mayoría de los casos a partir de ejemplares muertos, incompletos y violentamente extractados de su ámbito natural y a que en países megadiversos como los nuestros, prevalecen las labores de inventarias más que las de examinar las relaciones históricas, los caracteres y los límites de eso que llamamos especies. Si bien es cierto que no siempre es posible fundamentar teóricamente la descripción de cada especie, un marco teórico comparativo, así sea mínimo, es bienvenido en torno al problema de especie en monografías de grupos tropicales, para así poner a prueba uno u otro concepto de especie mediante datos empíricos. Aunque la fase descriptiva de la taxonomía es crucial para el avance de la sistemática biológica, las descripciones ya no son por sí mismas un fin sino un medio. Spencer (1900, 1, p. 572) anticipaba una profunda disyunción entre la teoría y la práctica al definir la especie:

The biologic atmosphere, so to speak, has been vitiated by the conceptions of past naturalists, with whom the identification and classification of species was the be-all and end-all of their science, and who regarded the traits which enabled them to mark off their specimens from one another, as the traits of cardinal importance in Nature. But after ignoring these technical ideas it becomes manifest that the distinctions, morphological or physiological, taken as tests of species, are merely incidental phenomena.

Por su parte, la laxitud o la ambigüedad acerca del concepto de especie ha llevado incluso a decisiones políticas arbitrarias y basadas en el concepto predominante en el momento (p. ej. "U. S. Endangered Species Act" de 1973, se basa en la aplicación del concepto biológico de especie por ser el prevalente en ese entonces; STAMOS, 2007), o en fútiles casos nomenclaturales (cf. MCOUAT, 2001), ya que los códigos de nomenclatura biológica se fundamentan en definiciones puramente nominalistas. Ya Linneo (citado por MÜLLER-WILLE, 1998, p. 125) reconocía que los nombres de las especies son solamente símbolos, artefactos necesarios para la comunicación, y no atributos ni definiciones por sí mismos:

Names have the same value on the marketplace of botany as coins have in public affairs, which are daily accepted as certain values by others, without metallurgical examination.

Por lo tanto, decisiones nomenclaturales triviales basadas en un concepto de especie con universalidad reducida, pueden afectar de manera significativa la composición de los listados de especies en peligro de extinción o los análisis de diversidad o conservación; la aplicación de algunos conceptos pueden subestimar el número de especies, otros pueden sobreestimarlos de manera significativa (Tabla 1). En efecto, Cracraft (1997) recomienda que las especies definidas bajo conceptos filogenéticos son las unidades más relevantes en biología de la conservación.

Con el incremento de los datos moleculares, la disgregación entre la genética de poblaciones, la taxonomía y la sistemática filogenética está en proceso de ser resuelta (DAVIS, 1996, 1999; GOLDSTEIN; BROWER, 2002) y se espera que dichos esfuerzos produzcan un incremento en los estudios empíricos (e.g. COLEMAN, 2009) requeridos para integrar los conceptos filogenéticos, biológicos y evolutivos de especie. Por otra parte, la generación de numerosos datos moleculares ha sobrecargado de operacionalismo a la sistemática biológica. De hecho, la gran mayoría de los cladogramas que se generan a partir de los análisis filogenéticos resultan de búsquedas operacionalmente precisas pero limitadas a soluciones heurísticas (aproximadas).

Se suelen encontrar aproximaciones alternativas, algunas de ellas extremas, para "superar" el problema de especie. Por ejemplo, Burma (1954) aboga por reducir la unidad evolutiva al nivel poblacional, en tanto que autores más recientes y más radicales

proponen reemplazar las jerarquías lineanas por clasificaciones filogenéticas en las que se remuevan los rangos taxonómicos incluido el de especie (ERESHEFSKY, 1999, 2001; MISHLER, 1999). Es realmente necesario acabar la especie como rango taxonómico y la jerarquía lineana como sistema de clasificación? Una discusión al respecto no es pertinente en este ensayo, pero muchos sistemáticos, en particular, quienes trabajamos en países tropicales y con taxones complejos que apenas comienzan a ser examinados bajo los parámetros de la sistemática filogenética, advertimos que estas propuestas no tocan el núcleo del problema de especie, como tampoco lo hace el intento de abstraer la especie a un código de barras basado en unos pocos marcadores moleculares con un grado operativamente apropiado de variabilidad, más que por sus propiedades biológicas intrínsecas; en cualquier caso, la identidad de la especie depende del especialista que estudia el ejemplar testigo.

En fin, de acuerdo (HULL, 1965), la definición aristotélica de especies es la responsable de que los taxónomos no hayamos definido la especie de manera adecuada, lo cual ha influido de manera significativa al avance de la taxonomía entre otras cosas porque clasificar 'especies nominales' es empíricamente más fácil que clasificar 'especies reales', debido a que las primeras se definen por su esencia y por lo tanto relativamente estables, mientras que las segundas se caracterizan por ser entidades en constante cambio.

6 Conclusión

A través de la cronología del problema de especie se detecta una tendencia hacia (1) considerar las especies como individuos y no como clases (en cualquier caso, *reales*); (2) adoptar una posición pluralista respecto al problema de especies; (3) incorporar una dimensión histórica de la especie a través de uno u otro concepto filogenético; (4) que el considerar especies únicamente a aquellos organismos de reproducción bisexual es extremadamente reduccionista y debe ser abandonada; y (5) reconocer que el esencialismo y la disyunción entre la nomenclatura biológica y la biología comparativa han provocado un periodo de innecesaria latencia en el debate acerca del concepto de especie.

No obstante, el problema de especie tiende a convertirse en un problema sin solución, no solo debido a su multidimensionalidad, sino también a la complejidad de los sistemas biológicos y a los efectos de una u otra corriente teórica en la teoría evolutiva y en la sistemática biológica. ¿Son, en fin, las especies las unidades de la evolución? Para muchos autores (e.g. ELDREDGE; CRACRAFT, 1980; GHISELIN, 1987; MAYR, 1982; WILEY, 1981) la respuesta se aproxima a un *sí*. Para otros, en cambio, la evolución ocurre tanto al nivel de especie como de taxones supraespecíficos (e.g. NELSON, 1989; ERESHEFSKY, 1991). Los conceptos filogenéticos de especie ofrecen la posibilidad de ampliar el debate a la exploración de especies como linajes, sean bisexuales o no. Por lo tanto, la búsqueda de taxones supraespecíficos monofiléticos adquiere un papel unificador para poner

a prueba los conceptos, y una relevancia empírica para la práctica de la sistemática biológica.

Agradecimientos

A P. Abrantes (Universidad de Brasilia, Brasil), por la invitación a participar en este volumen, y por valiosas discusiones y sugerencias en el texto. Por comentarios y debates continuos que enriquecieron de manera significativa el presente capítulo, agradezco también a N. L. Pabón-Mora (New York Botanical Garden), así como a J. D. Lynch y los estudiantes del curso Sistemática Biológica del segundo semestre de 2009, Universidad Nacional de Colombia.

Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

Bases del concepto	Concepto	Definición	Criticismo
Compatibilidad reproductiva entre organismos bisexuales	Biológico	Grupos de poblaciones naturales potencial- o realmente interfértiles y reproductivamente aislados de grupos similares (DOBZHANSKY, 1935; MAYR, 1942, 1976, 1996, entre otros).	<ul style="list-style-type: none"> - Horizontal - Operativamente problemático, ya que sólo aplica a organismos con reproducción bisexual, y a que es de difícil aplicabilidad en taxones alopátricos - Verificabilidad limitada o nula - Tiende a subestimar el número de especies - El aislamiento reproductivo no puede ser parte del concepto - Subjetividad al definir los límites de la especie - Impreciso en su formulación; no necesario en taxonomía, ni necesario o útil para generar hipótesis relacionadas con la teoría evolutiva (cf. SOKAL; CROVELLO, 1970)

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

Cohesión genética/ fenotípica	Agrupación genotípica	Grupo de individuos morfológica- o genéticamente distinguibles, con poco o ningún intermedio al entrar en contacto con grupos similares (MALLET, 1995)	<ul style="list-style-type: none"> - De difícil aplicabilidad, en especial en grupos simpátricos - Ambigüedad en el grado y el tipo de diferencias genéticas para trazar los límites de la especie - La especie se definiría por factores de cohesión entre sus individuos/poblaciones, más que por factores de aislamiento
	Reconocimiento	La población más inclusiva de organismos biparentales que comparten un sistema de fertilización en común (PATERSON, 1985, 1993; LAMBERT; PATERSON, 1984; LAMBERT; SPENCER, 1995)	<ul style="list-style-type: none"> - Horizontal; la especie se define por factores de cohesión entre sus individuos/poblaciones, más que por factores históricos o de aislamiento - Restringido a especies bisexuales y a grupos de organismos en simpatría (cf. CLARIDGE et al. 1997) - Híbridos interespecíficos infértiles podrían ser considerados parte de la misma especie

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

<p>Cohesión genética/ fenotípica</p>	<p>Cohesión</p>	<p>Grupo más pequeño de organismos con potencial de intercambio genético y/o demográfico (cohesión fenotípica), aplicable a organismos de reproducción sexual, asexual e híbrida a través de mecanismos intrínsecos de cohesión (TEMPLETON, 1989)</p>	<ul style="list-style-type: none"> - La especie se define por factores de cohesión entre sus individuos/poblaciones, no por factores de aislamiento - Unidimensional - No aplica a especies asexuales, ya que éstas pueden tener continuidad pero no cohesión
<p>Cohesión evolutiva o ecológica</p>	<p>Evolutivo</p>	<p>Linaje individual de poblaciones u organismos con relaciones de ancestría, que mantienen su identidad con respecto a linajes similares, y sus propias tendencias evolutivas y destinos históricos (SIMPSON, 1951; WILEY, 1978; WILEY; MAYDEN, 2000)</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Dificultad al aplicar a linajes independientes. - Arbitrariedad o incertidumbre al proponer 'tendencias' o 'destinos', más aún en organismos de reproducción asexual. - Poblaciones locales podrían ser consideradas 'unidades evolutivas'.

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

	Ecológico	Linaje o grupo linajes relacionados que ocupan una zona adaptativa diferente de las zonas que ocupan otros linajes, y que evolucionan separadamente de otros linajes fuera de su rango (VAN VALEN, 1976)	<ul style="list-style-type: none"> - Insuficiente para explicar discontinuidad entre grupos simpátricos. - Dificultad para definir zonas adaptativas independientemente de sus ocupantes. - Taxones muy diferentes pueden ocupar la misma zona adaptativa; además, distintas poblaciones o generaciones de una especie pueden ocupar nichos diferentes (entonces, las razas locales podrían ser consideradas especies individuales). - Un nicho o zona adaptativa no es, por sí mismo, un carácter biológico intrínseco . - Falla al reconocer especies extintas o en vía de extinción, ya que éstas tienen un éxito ecológico bajo o nulo pero existen o han existido como linajes diferentes. - Los linajes no evolucionarían.
--	-----------	--	--

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

Cohesión intrapoblacional	Cohesión <i>sensu lato</i>	Poblaciones dentro de las cuales hay suficiente capacidad de cohesión para prevenir divergencia de manera indefinida (GHISELIN, 1997)	- (No se encontró criticismo al respecto).
Fenético	Similaridad 'total'	El grupo más pequeño y más homogéneo (carente de discontinuidad fenética), diferenciable de otro(s) grupo(s) mediante discontinuidad fenética no debida a dimorfismo sexual ni a castas ni a edad; o un grupo fenético con cierta diversidad que se encuentre entre la categoría de subgénero y que contenga o no subgrupos internos (MICHENER, 1970; SNEATH; SOKAL, 1973).	<ul style="list-style-type: none"> - Aproximación tipológica basada en procesos puramente operativos de máxima similitud - Tipológico

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

Filogenético	<i>sensu</i> Hennig o basado en cladogénesis	Grupo reproductivamente aislado de poblaciones naturales, originado mediante un evento de especiación y que desaparece mediante un evento subsecuente de especiación o mediante extinción (HENNIG, 1982)	- Depende de la definición de 'evento de especiación'.
--------------	--	--	--

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de Coyne & Orr, 2004 y Wägele, 2005).

	<p>Basado en caracteres diagnósticos</p>	<p>Grupo irreductible de organismos, diagnosticable y diferenciable de grupo(s) similar(es) por lo menos mediante un carácter presente en todos sus miembros y ausente en miembros de grupos cercanamente relacionados; dentro de dicho grupo existe una relación ancestro-descendiente (CRACRAFT, 1983, 1989, basado en ELDREDGE; CRACRAFT, 1980).</p> <p>Agregación más pequeña de poblaciones (sexuales) o linajes (asexuales) diagnosticable mediante una combinación única de estados de carácter en individuos comparables (semaforantes; NIXON; WHEELER, 1990; WHEELER; NIXON, 1990).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Tipológico (diagnostica especies basado en caracteres fijados; los polimorfismos no cuentan). - Produciría una sobreestimación del número de especies, ya que es posible que algunos caracteres diagnósticos estén fijados en poblaciones pero no en la totalidad de la especie. - La identificación de caracteres diagnósticos depende del investigador y no necesariamente de las propiedades intrínsecas del organismo. - Dificultad al reconocer especies crípticas o especies híbridas.
--	--	--	---

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

	<p>Basado en monofilia</p>	<p>Taxon menos inclusivo formalmente reconocido en una clasificación, dentro del cual los organismos se agrupan mediante evidencia de monofilia (MISHLER; DONOGHUE, 1982; MISHLER; BRANDON, 1987; MISHLER; THERIOT, 2000). Grupo monofilético más pequeño que comparte una ancestría en común (DE QUEIROZ; DONOGHUE, 1988).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Operativamente problemático (Cómo se puede 'determinar' si un grupo de organismos/poblaciones es exclusivo y monofilético?). - Monista (basado exclusivamente en monofilia; cf. HULL, 1997). - Problemas con especies híbridas.
	<p>Genealógico o basado en la historia evolutiva.</p>	<p>Grupo más pequeño de organismos cuyos genes coalescen más recientemente entre sí que con cualquier otro organismo por fuera del grupo, y que no contiene subgrupos dentro de sí mismo (BAUM; DONOGHUE, 1995; SHAW, 1998).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Limitado a la coalescencia de genes y al empleo de caracteres moleculares. - Cuántos loci deben ser monofiléticos para diagnosticar un grupo como especie genealógica? (cf. COYNE; ORR, 2004, p. 467). - Operatividad restringida. - Problemas con especies híbridas.

Continuación de la Tabla 1. Principales conceptos de especie agrupados de acuerdo a sus bases conceptuales, autores proponentes y criticismos fundamentales (excluidos aquellos relacionados con los procesos de especiación; basado y modificado de COYNE; ORR, 2004 y WÄGELE, 2005).

Lógico	Bioespecie	La especie como clase natural es un grupo de objetos materiales (organismos presentes, pasados y futuros) con las mismas propiedades relevantes (MAHNER; BUNGE, 1997).	- Problemas en la determinación de "propiedades" relevantes en especies como entidades históricas.
--------	------------	--	--

Referências bibliográficas

AGASSIZ, L. An essay on classification. London: Longman, Brown, Green, Longmans & Roberts, 1857.

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

ARNOLD, M. L. *Natural hybridization and evolution*. New York: Oxford University Press, 1997.

ATRAN, S. The universal primary of generic species in folkbiological taxonomy: implications for human biological, cultural, and scientific evolution. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 231-261.

BAER, K. E. V. *Entwicklungsgeschichte der thiere: beobachtung und reflexion*. Königsberg: Gebrüder Borntraeger, 1828.

BAUM, D. A.; DONOGHUE, M. J. Choosing among alternative phylogenetic species concepts. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 560-573, 1995.

BEATTY, J. Speaking of species: Darwin's strategy. In: KOHN, D. (Ed.). *The Darwinian heritage*. Princeton: Princeton University Press, 1985. p. 256-281.

BELL, M. A. Persistence of ancestral-sister species. *Systematic Zoology*, v. 28, n. 1, p. 85-88, 1979.

BERLIN, B. *Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton: Princeton University Press, 1992.

BOYD, R. Homeostasis, species, and higher taxa. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 141-185.

BRIGANDT, I. Species pluralism does not imply species eliminativism. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 5, p. 1305-1316, Dec. 2003.

BURMA, B. H. Reality, existence, and classification: a discussion of the species problem. *Madroño*, v. 12, p. 193-209, 1954.

CANDOLLE, A. P de. *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris: Roret, 1813.

CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997.

CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. Practical approaches to species concepts for living organisms. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 1-15.

COLEMAN, A. W. Is there a molecular key to the level of "biological species" in eukaryotes? A DNA guide. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 50, n. 1, p. 197-203, Jan. 2009.

COLEMAN, W. Lyell and the "reality" of species: 1830-1833. *Isis*, v. 53, n. 73, p. 325-338, 1962.

COWAN, S. T. The microbial species-A macromyth? In: SYMPOSIUM OF THE SOCIETY FOR GENERAL MICROBIOLOGY: microbial classification, 12., 1962. Cambridge. *Proceedings...* Cambridge: Cambridge University Press, 1962. p. 433-455. Reimpresso em SLOBODCHIKOFF, C. N. (Ed.). *Concepts of species*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1962. p. 129-151.

COYNE, J. A.; ORR, H. A. *Speciation*. Sunderland: Sinauer, 2004.

COYNE, J. A.; ORR, H. A.; FUTUYMA, D. J. Do we need a new species concept? *Systematic Zoology*, v. 37, n. 2, p. 190-200, 1988.

CRACRAFT, J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concept for understanding patterns and processes of differentiation. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer, 1989. p. 29-59.

CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, v. 1, p. 159-187, 1983.

CRACRAFT, J. Species concepts in systematics and conservation biology: an ornithological viewpoint. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 325-339.

CRACRAFT, J. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 3-14.

CUVIER, G. *Discours sur les révolutions de la surface du globe*. 6. ed. Paris: Edmond d'Ocagne, 1830.

DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray, 1859.

DAVIS, J. I. Monophyly, populations and species. In: HOLLINGSWORTH, P. M.; BATEMAN, R. M.; GORNALL, R. J. (Ed.). *Molecular systematics and plant evolution*. New York: Taylor & Francis, 1999. p. 139-170.

DAVIS, J. I. Phylogenetics, molecular variation, and species concepts. *BioScience*, v. 46, n. 7, p. 502-511, 1996.

DOBZHANSKY, T. A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, v. 2, n. 3, p. 344-355, Jul. 1935.

DOYEN, J. T.; SLOBODCHIKOFF, C. N. An operational approach to species classification. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 239-247, 1974.

DUPRÉ, J. Natural kinds and biological taxa. *The Philosophical Review*, v. 90, n. 1, p. 66-90, Jan. 1981.

DUPRÉ, J. On the impossibility of a monistic account of species. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 3-22.

ELDREDGE, N. Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 464-477.

ELDREDGE, N. The ontology of species. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. 17-20.

ELDREDGE, N. *The pattern of evolution*. New York: W. H. Freeman, 1999.

ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. New York: Columbia University Press, 1980.

ERESHEFSKY, M. (Ed.). *The units of evolution: essays on the nature of species*. Cambridge: MIT Press, 1992a.

ERESHEFSKY, M. Eliminative pluralism. *Philosophy of Science*, v. 59, n. 4, p. 671-690, Dec. 1992b.

ERESHEFSKY, M. Species and the linnaean hierarchy. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 285-305.

ERESHEFSKY, M. Species pluralism and anti-realism. *Philosophy of Science*, v. 65, n. 1, p. 103-120, Mar. 1998.

ERESHEFSKY, M. Species, higher taxa, and the units of evolution. *Philosophy of Science*, v. 58, n. 1, p. 84-101, Mar. 1991.

ERESHEFSKY, M. *The poverty of Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.

FARBER, P. L. Buffon and the concept of species. *Journal of the History of Biology*, v. 5, p. 259-284, 1972.

FLEW, A. G. N. The structure of darwinism. In: HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 70-84.

GHISELIN, M. T. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 536-544, 1974.

GHISELIN, M. T. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: State University of New York Press, 1997.

GHISELIN, M. T. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 127-143, Apr. 1987.

GHISELIN, M. T. The metaphysics of phylogeny. *Paleobiology*, v. 7, n. 1, p. 139-143, 1981.

GHISELIN, M. T. *The triumph of the Darwinian method*. Berkeley: University of California Press, 1969.

GOLDSTEIN, P. Z.; BROWER, A. V. Z. Molecular systematics and the origin of species: new synthesis or methodological introgressions? In: DESALLE, R.; GIRIBERT, G.; WHEELER, W. (Ed.). *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Basel: Birkhäuser Verlag, 2002. p. 147-161.

GRIFFITHS, G. C. D. On the foundations of biological systematic. *Acta Biotheoretica*, v. 23, n. 3-4, p. 85-131, Sept. 1974.

GRIFFITHS, P. E. Squaring the circle: natural kinds with historical essences. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 209-228.

HAECKEL, E. *The history of creation, or, the development of the earth and its inhabitants by the action of natural causes*. New York: D. Appleton, 1876.

HAILMAN, J. P. Towards operationality of a species concept. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 103-122.

HALDANE, J. B. S. The nature of interspecific differences. In: DE BEER, G. R. *Evolution: essays on aspects of evolutionary biology*. Oxford: The Clarendon Press, 1938. p. 79-94.

HENNIG, W. *Phylogenetic systematics*. Illinois: University of Illinois Press, 1966.

HENNIG, W. *Phylogenetische systematik*. Berlin: Verlag, 1982.

HEY, J.; FITCH, W. M.; AYALA, F. (Ed.). *Systematics and the origin of species: on Ernst Mayr's 100th anniversary*. Washington: National Academies Press, 2005.

HORVATH, C. D. Some questions about identifying individuals: failed intuitions about organisms and species. *Philosophy of Science*, v. 64, n. 4, p. 654-668, Dec. 1997.

HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. H. (Ed.). *Endless forms: species and speciation*. New York: Oxford University Press, 1998.

HULL, D. L. A matter of individuality. *Philosophy of Science*, v. 45, n. 3, p. 335-360, Sept. 1978.

HULL, D. L. Are species really individuals? *Systematic Zoology*, v. 25, n. 2, p. 174-191, 1976.

HULL, D. L. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

HULL, D. L. On the plurality of species: questioning the party line. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 23-48.

HULL, D. L. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (I). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 15, n. 60, p. 314-326, 1965.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (II). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 16, n. 61, p. 1-18, 1965.

HULL, D. L. The ideal species concept: and why we can't get it. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 357-380.

HULL, D. L. *The metaphysics of evolution*. Albany: State University of New York Press, 1989.

HULL, D. L. The ontological status of species as evolutionary units. In: BUTTS, R. E.; HINTIKKA, J. (Ed.). *Foundational problems in the special sciences*. Dordrecht: D. Reidel, 1977. p. 91-102.

KITCHER, P. Against the monism of the moment: a reply to Elliott Sober. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 4, p. 616-630, 1984a.

KITCHER, P. Ghostly whispers: Mayr, Ghiselin and the 'philosophers' on the ontological status of species. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 184-192, Apr. 1987.

KITCHER, P. Some puzzles about species. In: RUSE, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is: essays dedicated to David Hull*. Dordrecht: Kluwer, 1989. p. 183-208.

KITCHER, P. Species. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 2, p. 308-333, Jun. 1984b.

KLUGE, A. G. Species as historical individuals. *Biology and Philosophy*, v. 5, n. 4, p. 417-431, Oct. 1990.

KORNET, D. J. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology*, v. 164, n. 4, p. 407-435, Oct. 1993.

KOTTLER, M. J. Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. *Annals of Science*, v. 35, n. 3, p. 275-297, May 1978.

LAMBERT, D. M.; PATERSON, H. E. H. On bridging the gap between race and species: the isolation concept and an alternative. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, v. 107, p. 501-514, 1984.

LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995.

LINDER, C. R.; RIESEBERG, L. H. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *American Journal of Botany*, v. 91, p. 1700-1708. 2004.

LINNEO, C. *Linnaeus' philosophia botanica*. Oxford: Oxford University Press, 2003. Tradução de Stephen Freer.

LOTSY, J. P. *Evolution by means of hybridization*. The Hague: M. Nijhoff, 1916.

- LOVEJOY, A. O. Recent criticism of the Darwinian theory of recapitulation: its grounds and its initiator. In: GLASS, B. et al. (Ed.). *Forerunners of Darwin: 1745-1859*. Baltimore: Johns Hopkins, 1959. p. 438-458.
- LUCKOW, M. Species concepts: assumptions, methods, and applications. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 589-605, 1995.
- LYELL, C. *The geological evidence of the antiquity of man*. London: J. Murray, 1863.
- LYELL, C. *The principles of geology: being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation*. London: J. Murray, 1830-1833. 3 v.
- MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MALLET, J. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 7, p. 294-299, Jul. 1995.
- MAYDEN, J. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 381-424.
- MAYR, E. Is the species a class or an individual? *Systematic Zoology*, v. 25, n. 2, p. 192, 1976.
- MAYR, E. *Populations, species and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press, 1970.
- MAYR, E. Species concepts and definitions. In: MAYR, E. (Ed.). *The species problem*. New York: Arno Press, 1957. p. 1-22. (American Association for the Advancement of Science. Publication n. 50).
- MAYR, E. *Systematics and the origin of the species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University Press, 1942.
- MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press, 1982.
- MAYR, E. What is a species, and what is not? *Philosophy of Science*, v. 63, n. 2, p. 262-277, Jun. 1996.
- MCDADE, L. A. Species concepts and problems in practice: insights from botanical monographs. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 606-622, 1995.
- MCOUAT, G. Cataloguing power: delineating 'competent naturalists' and the meaning of species in the British Museum. *The British Journal for the History of Science*, v. 34, p. 1-28, 2001.

MICHAUX, B. Species concepts and the interpretation of fossil data. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 45-56.

MICHENER, C. D. Diverse approaches to systematics. In: DOBZHANSKY, T. et al. (Ed.). *Evolutionary biology*. New York: Appleton-Century-Crofts, 1970. p. 1-38. v. 4.

MISHLER, B. D. Getting rid of species? In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 307-315.

MISHLER, B. D.; BRANDON, R. N. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 4, p. 397-414, Oct. 1987.

MISHLER, B. D.; DONOGHUE, M. J. Species concepts: a case for pluralism. *Systematic Zoology*, v. 31, n. 4, p. 491-503, 1982.

MISHLER, B. D.; THERIOT, E. C. The phylogenetic species concept (sensu Mishler & Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 44-54.

MÜLLER-WILLE, S. Reducing varieties to their species: the linnaean research program and its significance for modern biology. In: MARTÍNEZ RUIZ, E.; PI, M. de P. C. (Ed.). *Carl Linnaeus and enlightened science in Spain*. Madrid: Fundacion Berndt Wistedt, 1998. p. 113-126.

NELSON, G. Species and taxa: systematics and evolution. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, 1989. p. 60-81.

NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, v. 6, n. 3, p. 211-223, 1990.

NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. Extinction and the origin of species. In: NOVACEK, M. J.; WHEELER, Q. D. (Ed.). *Extinction and phylogeny*. New York: Columbia University Press, 1992. p. 119-143.

O'HARA, R. J. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. *Systematic Biology*, v. 42, n. 3, p. 231-246, 1993.

OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer associates, 1989.

OWEN, R. Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals. London: Longman, Brown, Green and Longsmans, 1837.

PATERSON, H. E. H. *Evolution and the recognition concept of species: collected writings*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1993.

PATERSON, H. E. H. The recognition concept of species. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. 21-29.

POULTON, E. B. What is a species? In: POULTON, E. B. *Essays of evolution: 1889-1907*. Oxford: Clarendon Press, 1908. p. 46-94.

QUEIROZ, K. de. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 49-89.

QUEIROZ, K. de; DONOGHUE, M. J. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, v. 4, n. 4, p. 317-338, 1988.

RAY, J. *Historia plantarum*. London: Clark, 1686. 3. v.

RIEPEL, O. Species and history. In: SCOTLAND, R. W.; SIEBERT, D. J.; WILLIAMS, D. M. (Ed.). *Models in phylogeny reconstruction*. Oxford: Clarendon Press, 1994. p. 31-50.

ROGER, J. *Buffon: a life in natural history*. Ithaca: Cornell University Press, 1997.

RUSE, M. Biological species: natural kinds, individuals, or what? *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 38, n. 2, p. 225-242, 1987.

RUSE, M. Definitions of species in biology. *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 20, n. 2, p. 97-119, 1969.

SCHOCH, R. M. *Phylogeny reconstruction in paleontology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1986.

SHAW, K. L. Species and the diversity of natural groups. In: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. J. (Ed.). *Endless forms: species and speciation*. New York: Oxford University Press, 1998. p. 44-56.

SILVESTER-BRADLEY, P. C. (Ed.). *The species concept in palaeontology*. London: Systematics Association, 1956.

SIMPSON, G. G. The species concept. *Evolution*, v. 5, p. 285-298, 1951.

SLOBODCHIKOFF, C. N. (Ed.). *Concepts of species*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1976.

SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W. H. Freeman, 1973.

SOBER, E. Evolution, population thinking, and essentialism. *Philosophy of Science*, v. 47, n. 3, p. 350-383, Sept 1980.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

SOKAL, R. R.; CROVELLO, T. J. The biological species concept: a critical evaluation. *The American Naturalist*, v. 104, n. 936, p. 127-153, Jan. 1970.

SPENCER, H. *The principles of biology*. New York: D. Appleton, 1900.

STAMOS, D. N. *Darwin and the nature of species*. Albany: State University of New York Press, 2007.

SULLOWAY, F. J. Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea. *Studies in the History of Biology*, v. 3, p. 23-65, 1979.

TEMPLETON, A. R. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer, 1989. p. 3-27.

TODES, D. P. *Darwin without Malthus: the struggle for existence in Russian evolutionary thought*. New York: Oxford University Press, 1989.

TURNER, A. The species concept in paleontology. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 57-70.

VALEN, L. V. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, v. 25, n. 2-3, p. 233-239, May 1976.

VRBA, E. S. Introductory comments on species and speciation. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. ix-xviii.

VRBA, E. S. Species as habitat-specific, complex systems. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 3-44.

WÄGELE, J. W. *Foundations of phylogenetic systematics*. Munchen: Pfeil, 2005.

WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000.

WHEELER, Q. D.; NIXON, K. C. Another way of looking at the the species problem: a reply to de Queiroz and Donoghue. *Cladistics*, v. 6, n. 1, p. 77-81, 1990.

WILEY, E. O. Is the evolutionary species fiction? A consideration of classes, individuals and historical entities. *Systematic Zoology*, v. 29, n. 1, p. 76-80, 1980.

WILEY, E. O. Kinds, individuals and theories. In: RUSE, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is: essays dedicated to David Hull*. Dordrecht: Kluwer Academic, 1989. p. 289-300.

WILEY, E. O. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: Wiley, 1981.

WILEY, E. O. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, v. 27, n. 1, p. 17-26, 1978.

WILEY, E. O.; MAYDEN, R. L. The evolutionary species concept. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 70-89.

WILKINS, J. *An essay towards a real character, and a philosophical language*. London: S. Gellibrand, 1668.

WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999.

LA CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA: DE ESPECIES A GENES

Natalia Pabón-Mora & Favio González*

No hay clasificación en el universo que no sea arbitraria y conjetural. La razón es muy simple: no sabemos qué cosa es el universo. “El universo — escribe David Hume — es tal vez el bosquejo rudimentario de algún dios infantil, que lo abandonó a medio hacer, avergonzado de su ejecución deficiente; es obra de un dios subalterno, de quienes los dioses superiores se burlan; es la confusa producción de una divinidad decrepita y jubilada, que ya ha muerto” (J. L. Borges, El Idioma analítico de John Wilkins, en Otras Inquisiciones, 1995.)

1 Introducción

La clasificación biológica busca construir clases o conjuntos de organismos, agruparlos en categorías basadas en diversos criterios de similitud; es un proceso mental que forma parte fundamental de la intuitividad, que inicia con la observación cruda y prosigue con la percepción, la descripción, el reconocimiento y la interpretación de los caracteres que distinguen y/o agrupan a las entidades a clasificar. Por lo tanto, consta de un proceso de *agrupación* (*'grouping'*) que conduce a la formación de los taxones, y puede ir acompañada de tres procesos con mayor contenido lógico:

- (a) *categorización*, cuando se diferencian niveles taxonómicos;
- (b) *jerarquización* (*'ranking'*), cuando se colocan los taxones en una jerarquía determinada; los rangos no tienen atributos biológicos comparables en común; por ejemplo, la familia Hominidae, la familia de insectos Membracidae o la familia de plantas Magnoliaceae no poseen atributos biológicos en común a pesar de compartir un mismo rango taxonómico;

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto D.

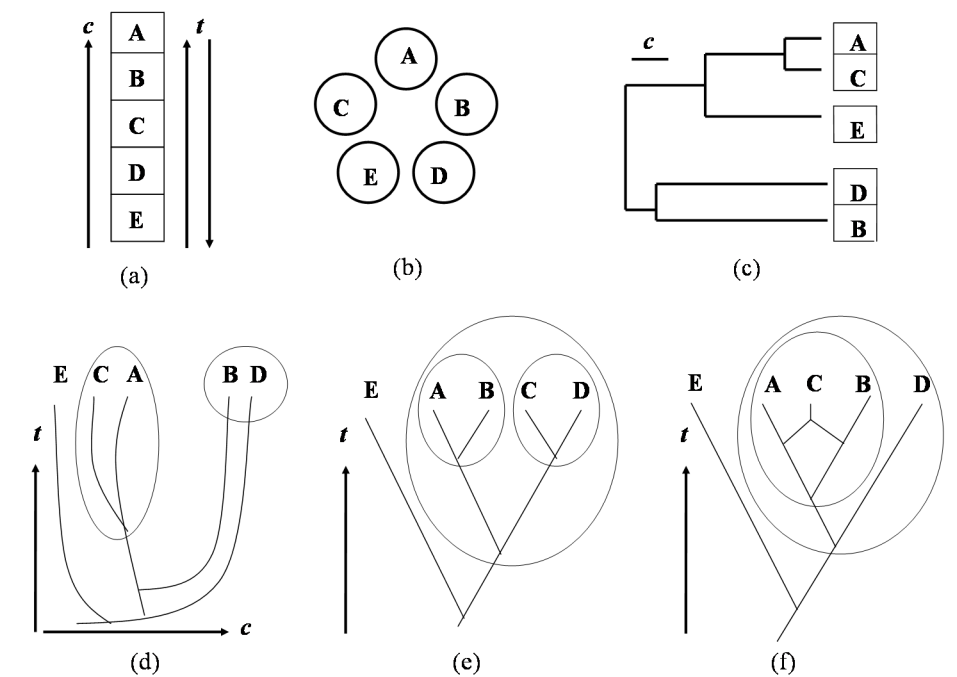


Figura 1: Seis sistemas de relaciones (a-f) entre las especies A-E. (a) Sistema que representa La Gran Cadena del Ser; los caracteres (c) ‘progresan’ desde una especie ‘inferior’ E hasta una especie ‘superior’ A; la escala del tiempo (t), ascendente y conducente a la “perfección”, o descendente y conducente a la degradación, depende de la subjetividad del autor del sistema; (b) sistema quinario circular, con relaciones de contigüidad entre las especies, en el cual no es posible trazar vectores de progresión en el tiempo o de cambio en los caracteres; (c) agrupación fenética $[a + c][d + b]$; nótese la escala de cambio relativo de los caracteres (c) y la ausencia del vector tiempo; (d) árbol genealógico en el que se reconoce un grupo monofilético $[A+C]$ y el grupo parafilético $[B + D]$; nótese la presencia de un vector para la distancia patristica (c) en el eje x, y un vector de tiempo (t) en el eje y; (e) cladograma que contiene la mayor cantidad de información jerárquica, reflejada en la monofilia de un grupo y dos subgrupos (círculos); nótese la ausencia de un vector para la distancia patristica; (f) esquema de reticulación causada por la hibridación entre A y B para formar C. En (a), (b) y (c) no es posible una subordinación de grupos y subgrupos.

(c) *sistematización*, cuando se buscan las relaciones jerárquicas entre los grupos de organismos (MAHNER; BUNGE, 1997; STEVENS, 1994).

En este sentido, *sistematización* no significa formación de un sistema; por ejemplo, O’Hara (1996) establece una clara diferencia entre *sistema* o *arreglo*, entendido como un todo que está hecho de partes conectadas pero no incluídas unas en otras (Fig. 1 a, b), y *clasificación*, entendida como un procedimiento formal de subordinación de unos grupos dentro de otros (Fig. 1 d-f). Muchos autores contemporáneos (p. ej. NELSON; PLATNICK, 1981; SATTLER, 1986) reconocen que las *relaciones* entre los organismos son el objeto de estudio de la sistemática, en tanto que las *clasificaciones* son resultado de la sistemática y, a la vez, objeto de estudio de la taxonomía.

De acuerdo a Mahner & Bunge (1997), la clasificación es una operación conceptual que posee las siguientes características:

(a) Cada miembro de la colección original puede ser asignado a alguna clase ¹;

¹ Entendida como conjunto o agrupación, no como jerarquía lineana

- (b) hay dos tipos de clases, simples o básicas y compuestas o formadas por la unión de dos o más clases simples;
- (c) cada clase simple está compuesta por algunos *miembros* de la colección original, y no puede ser subdividida en subclases;
- (d) cada clase es una categoría cuya membresía está determinada por un predicado o un conjunto de predicados, es decir, que los taxones son definidos por sus caracteres intrínsecos, no extrínsecos y que por lo tanto los primeros preceden a los segundos en un sistema de clasificación biológica;
- (e) cada clase es discreta en la medida que posee límites definidos;
- (f) dos clases son o mutuamente excluyentes y por lo tanto del mismo rango, o una de ellas está contenida en la otra y por lo tanto son de rangos diferentes;
- (g) en biología, no hay clases vacías ni debe haber miembros sin asignación a una clase;
- (h) solamente dos relaciones lógicas están involucradas en la clasificación: la *membresía*, la cual es irreflexiva, asimétrica e intransitiva, o la *inclusión*, que a difiere de la anterior en que es *transitiva*;
- (i) la *unión* de las clases de un mismo rango forman la *totalidad* de la clase del rango inmediatamente superior;
- (j) todas las clases de un rango determinado no se intersectan entre sí, de tal forma que ningún individuo de la colección original pertenece a más de una clase del mismo rango.

La primera parte del presente capítulo recopila una breve historia de la clasificación y de los criterios de la clasificación biológica, que, a diferencia de otras ciencias, es más compleja por los atributos particulares de los seres vivos. La segunda parte del capítulo discute la aplicación de los procesos de clasificación a entidades intraindividuales (genes) y explora los retos y dificultades que afronta la biología molecular actual en cuanto a la clasificación de genes u otras secuencias de material genético.

2 Aspectos históricos de la clasificación biológica

A. P. De Candolle (1813) reunió las clasificaciones existentes hasta entonces en *empíricas* y *racionales*. Las clasificaciones *empíricas* se basan en convenciones independientes de los organismos tales como el arreglo alfabético, y por lo tanto no pueden ser tratadas como biológicas. Las clasificaciones *racionales* son aquellas basadas en caracteres

observables de los organismos, bien sean extrínsecos (por ejemplo, usos, conductas, distribución geográfica o condiciones ecológicas, y por lo tanto no heredables) o intrínsecos (por ejemplo caracteres morfológicos, anatómicos, fisiológicos o genotípicos, y por lo tanto heredables). De Candolle (1813) también desglosó las clasificaciones *racionales* en utilitarias o prácticas, artificiales y naturales.

2.1 Sistemas utilitarios o prácticos

Se basan en los usos, la distribución geográfica o ecológica de los organismos, entre otros factores extrínsecos. Por ejemplo, Dioscórides clasificó las plantas en aromáticas, alimenticias, medicinales, o útiles para hacer vino, en tanto que Teofrasto dividió las plantas según su porte, en árboles, arbustos, subarbustos y hierbas. Un examen detallado de sistemas utilitarios, tales como muchos de los que se encuentran en clasificaciones etnobiológicas no influenciadas por el pensamiento occidental, permite explorar los diversos orígenes y estados de desarrollo en el pensamiento humano en cuanto al reconocimiento de semejanzas biológicas basadas en la intuición, los usos u otras consideraciones prácticas que los seres humanos hacen de los demás organismos. De acuerdo con Berlin (1992), las particularidades tipológicas sustanciales y estructurales de diversas clasificaciones etnobiológicas, pueden ser explicadas por la apreciación perceptiva e inconsciente por parte del ser humano hacia las afinidades naturales de los organismos, y reconoce que la variación cognoscitiva es fundamental para reconocer patrones en la naturaleza que permitan clasificar a los organismos; en efecto, muchas culturas han logrado reconocer dichas afinidades naturales entre los organismos, a pesar de que éstos crezcan en ambientes diferentes o tengan usos distintos.

2.2 Sistemas artificiales

Se basan en caracteres intrínsecos, usualmente presentes en la morfología externa y por lo tanto conspicuos y fáciles de observar; el ejemplo más conocido es el sistema de clasificación de las plantas de Linneo, basado en el número, disposición y apariencia de los órganos sexuales, especialmente de los estambres y los carpelos. Linneo (citado por FOUCAULT, 2002, p. 141) reconoció que “los sistemas artificiales son absolutamente necesarios”. Y tenía razón en el sentido de que fueron necesarios para cumplir con la fase descriptiva de la biología, a partir de la cual se desarrollaron los sistemas naturales o se originaron hipótesis de similitud que aún ocupan a los sistemáticos contemporáneos.

2.3 Clasificación pre-evolutiva y orígenes de los sistemas naturales

Los sistemas de clasificación pre-evolutiva se fundamentaron en la *Scala naturae* o *Gran cadena del ser* y en el esencialismo de Platón y Aristóteles (HOPWOOD, 1957; HULL, 1965). La *Scala* ordena los objetos en una serie lineal, progresiva y ascendente, que a

la vez es continua en la medida que no existen espacios entre un escalón y otro (Fig. 1 a); se fundamenta en el principio platónico de plenitud, perfección o superioridad, y el principio aristotélico de continuidad (LOVEJOY, 1936). Dicha construcción predominó de manera intermitente en la historia de la biología hasta el S. XVIII; por ejemplo, Bonnet (1720-1793) clasificó la naturaleza basado en una linealidad continua que asciende desde el fuego hasta el hombre (O'HARA, 1996). Siendo el ser humano el culmen de estos sistemas, gran parte de la clasificación pre-evolutiva de los organismos fue antropocéntrica y zoocéntrica; la clasificación de las plantas debió esperar siglos luego de los primeros intentos en las obras de Plinio El Viejo, Dioscórides, Teofrasto y Alberto Magno. Un ejemplo similar a una *Scala* en plantas se encuentra en la obra de Lamarck (STEVENS, 1994). Respecto a la forma de clasificación de Bonnet, Foucault agrega:

Implica también que esta "evolución" mantiene intacta la relación que existe entre las diferentes especies: si una de ellas, al perfeccionarse, alcanza el grado de complejidad que posee de antemano la del grado inmediatamente superior, ésta sin embargo no se reúne con aquella, pues, llevada por el mismo movimiento, ha tenido que perfeccionarse en una proporción equivalente: "*Habrà un progreso continuo y más o menos lento de todas las especies hacia una perfección superior, de modo que todos los grados de la escala serán continuamente variables en una relación determinada y constante*" (FOUCAULT, 2002, p. 152, itálicas nuestras para resaltar el texto de Bonnet).

Cualquier intento por trazar jerarquías en estos tipos de esquemas lineales es subjetivo, ya que se trata de *sistemas* formados por partes conectadas y contiguas entre sí, bien sea a manera de escalera (Fig. 1 a), estrella, círculo (Fig. 1 b), mapas, escalas, etc (O'HARA, 1996). Estos *sistemas* prevalecieron en los periodos pre-evolutivos, y difieren de las *clasificaciones* en que estas últimas son necesariamente jerárquicas en la medida que se construyen por conjuntos y subconjuntos (Fig. 1 d-f). El descubrimiento de organismos aparentemente intermedios entre uno y otro nivel de la *Scala*, por ejemplo los llamados *zoófitos* en el S. XVIII (actualmente *Hydra viridis*) cumplieron el papel de llenar las aparentes brechas en la continuidad de la naturaleza, en conectar lo que hasta en ese entonces permanecía inconexo, las plantas y los animales, éstas por debajo de aquellos en la *Gran Cadena del Ser* de Bonnet.

Un caso especial derivado de la *Scala* consiste en el llamado *Árbol de Porfirio*. Porfirio (A. D. 232-304) a quien algunos autores le atribuyen la fundación del neoplatonismo (cf. PANCHEN, 1992), retomó las categorías de Aristóteles y distinguió lo que podemos homologar a *género, especie, diferencia, propio y accidente* (Fig. 2); su *Árbol* es un diagrama que muestra la relación de subordinación en una serie descendente a lo largo de su tronco, que va desde la substancia hasta el hombre. En cada uno de los seis niveles, existen dos ramificaciones contrarias, basadas en la presencia o ausencia de una característica en particular (Fig. 2 A); de los seis niveles estructurales de los cuales se pueden detectar no

solamente niveles jerárquicos (Fig. 2 B), sino también los caracteres únicos que por su presencia definirían la jerarquía implícita (Fig. 2 C). Este tipo de árboles predominó en la edad media (NELSON; PLATNICK, 1981) y ya anticipaba un problema recurrente en la historia de la clasificación biológica: el reconocimiento de grupos con base en *ausencia* de caracteres, los llamados grupos *no-A*, en contraposición a grupos *A*, formados por la presencia o evidencia positiva de caracteres; véase por ejemplo ELDREDGE; CRACRAFT, 1980)². En el Árbol de Porfirio está implícito que aquellas entidades basadas en ausencias (incorpóreas, inanimadas, insensibles, irracionales, e inmortales; Fig. 2) formaban puntos ciegos de la clasificación.

La aproximación de Bonnet tuvo en los naturalistas franceses del S. XVIII, especialmente Daubenton, sus más fuertes críticos, debido a que, aunque muchos de ellos (particularmente Buffon) aceptaban que no había brechas en la naturaleza, consideraban que en lugar de ordenar a los animales de manera lineal, sus afinidades debían ser representadas a manera de redes de líneas divergentes (APPEL, 1987).

En cualquier caso, la aproximación historiográfica de la clasificación previa al siglo XVIII fue descrita por Foucault como:

la necesidad de registrar como hechos de observación los conflictos . . . entre los partidarios del método y los del sistema; la obligación de repartir el saber en dos tramos que se embrollan, si bien son extraños uno a otro: el primero se define por lo que ya se sabía por demás (la herencia aristotélica o escolástica, el peso del cartesianismo, el prestigio de Newton), el segundo por lo que no se sabía aún (la evolución, la especificidad de la vida, la noción de organismo), y sobre todo la aplicación de categorías que son rigurosamente anacrónicas con respecto a este saber. Se quieren hacer historias de la biología en el siglo XVIII, pero no se advierte que la biología no existía y que su corte del saber, que nos es familiar desde hace más de ciento cincuenta años, no es válido en un período anterior. Y si la biología era desconocida, lo era por una razón muy sencilla: la vida misma no existía. Lo único que existía eran los seres vivientes que aparecían a través de la reja del saber constituida por la historia natural (FOUCAULT, 2002, p. 128).

Para la época de Bonnet, ya se habían empleado esquemas alternativos de clasificación, por ejemplo los resúmenes a manera de cuadros sinópticos de Wilkins (1668). Wilkins emprendió la tarea de clasificar todos los componentes del universo (lenguajes, plantas, animales, rocas, meteoros, metales, entre otros) en cerca de cuarenta categorías o *géneros*³ y de analizar la naturaleza de los *géneros* y sus *diferencias*; la clasificación de

² Los sistemas contemporáneos de clasificación biológica basados en filogenia procuran no admitir grupos formulados a partir de caracteres "negativos" (esto es, ausencia de caracteres), tales como Apterygota, invertebrados o plantas no vasculares; la tendencia actual es a reconocer únicamente los primeros, basados en la posesión de evidencia positiva.

³ No en el sentido biológico sino ontológico.

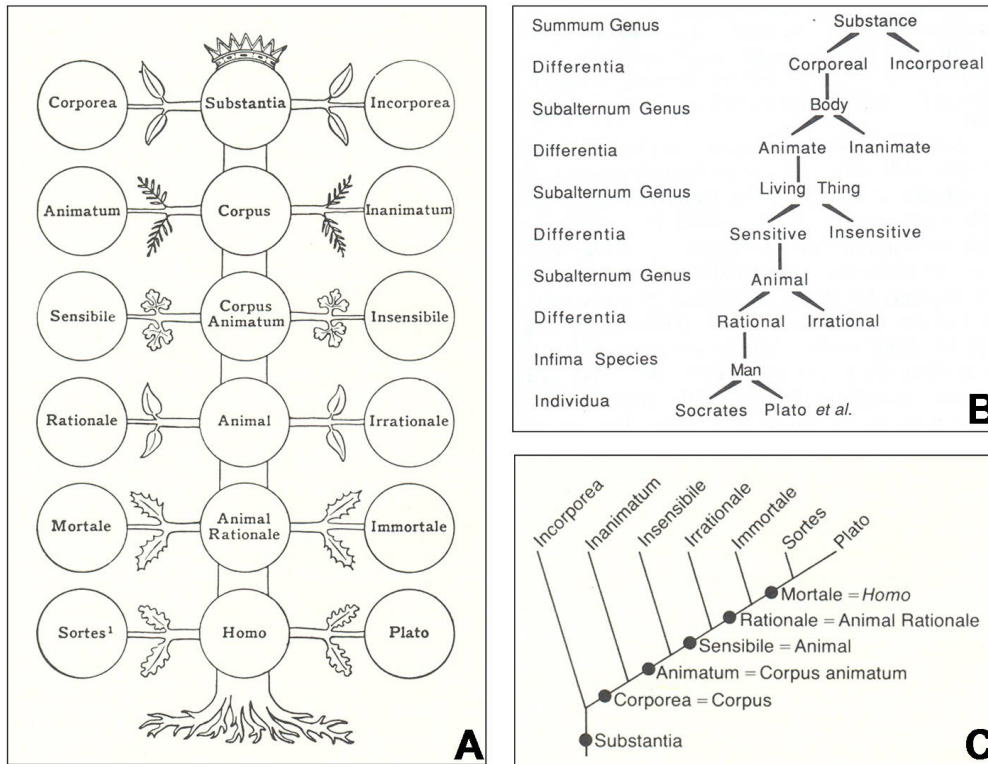


Figura 2: Árbol de Porfirio, niveles jerárquicos y componentes estructurales derivado de éste. A. Árbol de Porfirio con seis niveles de ramificación; obsérvese que en cada nivel existe una rama positiva (caracterizada por presencia de algún rasgo) y su correspondiente rama negativa (caracterizada por la ausencia del rasgo correspondiente). B. Árbol en forma dicótoma y niveles jerárquicos correspondientes. C. Seis componentes estructurales del árbol, indicados a manera de cladograma. A y C, tomados de Nelson & Platnick (1981). B, tomado de Panchen (1992).

los seres vivos en las contribuciones que para su obra hicieron el naturalista John Ray y el zoólogo Francis Willoughby. Luego de un grupo general de seis géneros (*transcendental general, transcendental mixed, transcendental relation of action, discourse, god y world*), siguen cinco grupos: *substance, quantity, quality, action y relation*. Los seres vivos fueron agrupados junto con los elementos, las rocas y los metales, dentro del grupo *Substance*. Las plantas fueron subdivididas en cinco géneros, tres de éstos correspondientes a hierbas clasificadas de acuerdo a las hojas, flores y frutos, seguidas por arbustos y árboles. Por su parte, los animales se clasificaron en cuatro géneros ("exanguious", peces, aves y bestias). Es importante resaltar dos categorías adicionales agrupadas bajo el criterio de *partes* (partes peculiares y partes generales) a las cuales Wilkins les dedica todo el capítulo VI de su obra; bajo este criterio, dicho autor clasifica caracteres biológicos, no grupos taxonómicos, así: las partes peculiares se subdividen en duraderas, anuales y frutos (en plantas) y partes que sirven para nadar, volar o caminar (en animales). La partes generales, restringidas según Wilkins a los animales, son definidas como generales por ser "*more common to the whole kind, or at least the more perfect kinds, as beasts and men... as milk, marrow, bone, gristle, tooth, dug, rib, navel... which are not common to all sorts of insects,*

fishes, and birds" (WILKINS, 1668, p. 174).

Para fines del S XVIII autores como C. Linneo, J. P. de Tournefort o C. de Buffon, habían "*empezado a decir al fin lo que siempre había sido visible, pero que había permanecido mudo*" (FOUCAULT, 2002, p. 133), lo cual favoreció el surgimiento de sistemas tales como los de A. L. Lamarck, A. L. de Jussieu, A. P. de Candolle y M. Adanson. Este último autor recurrió por primera vez al principio de emplear tantos caracteres intrínsecos como fuera posible en la clasificación, todos éstos de igual valor, y estableció así los preceptos básicos para lo que llegó a ser la escuela fenética del S. XX (véase más adelante).

El incremento en el número de caracteres en la clasificación requirió la necesidad de aumentar los rangos taxonómicos a fin de jerarquizar de forma más precisa aquellos caracteres presentes en dos o más géneros, pero que no estuviesen en los demás géneros de la clase correspondiente. Por ejemplo, el rango familia en la clasificación vegetal tomó menos de una década entre el *Genera plantarum* de Linneo (1754) y la obra *Familles des plantes* de Adanson (1763). Nuevas categorías fueron agregadas posteriormente, hasta llegar a las aceptadas en los códigos de nomenclatura vigentes.

Hacia fines del S. XVIII y comienzos del S. XIX surgen los sistemas naturales, los cuales pretendían reflejar el orden natural de los organismos mediante el uso de caracteres intrínsecos, muchas veces esenciales, que usualmente representaban relaciones de forma, revelaban las afinidades naturales. A diferencia de los sistemas artificiales, un sistema natural no se crea, se descubre (GHISELIN, 1997), agrupa los objetos con referencia a un número comparativamente pequeño pero correlacionado de caracteres que representan la *esencia* a través del *arquetipo*; por lo tanto, las clasificaciones naturales son aristotélicas (CROWSON, 1970, p. 21), y sus representantes se consideran esencialistas (p. ej. Cuvier) o morfólogos-idealistas (p. ej. Goethe, von Baer, Agassiz o R. Owen) aunque la línea definitoria entre unos y otros no es precisa (cf. Por ejemplo RIDLEY, 1986 *versus* MAHNER; BUNGE, 1997). En este contexto surge el famoso debate Cuvier-Geoffroy, que por supuesto influyó en los principios de clasificación. La obra *Philosophie anatomique* de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1818, citado por APPEL, 1987) inicia una nueva era en biología especialmente por la introducción del concepto de homología:

For Geoffroy and other philosophical anatomists, homologous parts were those parts in *different* animals which were "essentially" the same, even though the parts might have different shapes and be employed for different purposes (APPEL, 1987, p. 69).

Geoffroy defendió el uso de la racionalidad en la clasificación y detectó la necesidad de ir más allá de la clasificación de los organismos, a la que consideraba no un fin sino un medio para descubrir más preguntas de investigación en biología; para él y sus mentores Buffon y Daubenton, las clasificaciones eran arbitrarias, insuficientes para reflejar la naturaleza y no siempre necesarias (APPEL, 1987). Cuvier, por el contrario, consideraba imprescindible crear una clasificación única mediante la subordinación de caracteres

determinada por consideraciones funcionales. En cualquier caso, se abandonaban finalmente los sistemas artificiales lineanos. Appel señala:

Buffon had resisted the spread in Paris of the use of Latin binomial names and of Linnaeus's hierarchy of classes, orders, genera, and species. The leading Parisian botanists, while adopting the Linnaean nomenclature, agreed with Buffon in rejecting the artificial Linnaean system of classification. This was a system for the identification of plants based on external characters (numbers, relative sizes, and positions of stamens and pistils) that was convenient to use but not intended to express the true relations of the plants to each other. The French botanists proposed instead to create a "natural" system of classification based on the real affinities of plants. The most successful effort was that of Antoine-Laurent de Jussieu, who founded the families in *Genera Plantarum* (1789) on the rational "subordination of characters" according to their functional significance (APPEL, 1987, p. 15).

Con la premisa de que el mundo de lo viviente es un continuo de formas no susceptible a agrupaciones discretas, A-L. de Jussieu es el fundador de la clasificación natural en botánica (STEVENS, 1994); su obra se extendió a lo largo del S. XIX, principalmente a través de A. P. De Candolle, y según Appel (1987), convenció a Cuvier de la posibilidad de elaborar una clasificación natural en zoología:

Cuvier came to believe, if the choice of characters employed to delimit groups was reformed according to rational principles. Animals would be classified not according to a few external characters chosen arbitrarily, but according to their true affinities, which would be revealed to zoologists by comparative anatomy (APPEL, 1987, p. 33).

Como botánico, A. P. de Candolle prefirió la calidad de los caracteres en la obra de Jussieu por encima de la cantidad de caracteres en la obra de Adanson, como alternativa al sistema de clasificación artificial de Linneo. Según Appel (1987), de Candolle y su escuela franco-suiza comienza una nueva "botánica filosófica" ⁴, la cual se ocupó de examinar no solamente los sistemas de clasificación de la época y proponer otros, sin también de estudiar procesos atípicos, tales como duplicación o aborto de órganos, metamorfosis y monstruosidades en las plantas. Entre tanto, Lamarck se enfrentaba al problema de buscar agrupaciones naturales en ausencia de brechas en la naturaleza y rechazaba de manera explícita *La scala naturae*, aunque sus teorías evolutivas sugieren que más que un rechazo fue una redefinición a manera de "marcha de la naturaleza":

Lamarck accounted for the hierarchy of organisms by the interaction of two factors, the first being an inherent tendency toward increasing perfection

⁴ En un sentido completamente diferente de la *Philosophie botanique* de Linneo

of organization. If only this tendency were at work, animals might indeed be arranged along a linear scale of increasing complexity. Anomalities in the scale were the result of the second factor, the use and disuse of organs... Thus, as the historian Daudin long ago noted, Lamarck's evolution can be regarded as a means of saving the chain of being by explaining its apparent deviations (APPEL, 1987, p. 51).

Con la teoría evolutiva se establece una condición *sine qua non* para la clasificación: la ancestría en común (véase PADIAN, 1999, entre otros). Así, las clasificaciones no solamente seguían siendo naturales sino, además, basadas en caracteres con un fuerte contenido evolutivo:

Specific characters - that is, the characters which have come to differ since the several species of the same genus branched off from a common parent - are more variable than generic characters, or those which have long been inherited, and have not differed within this same period (DARWIN, 1859, p. 168).

From the first dawn of life, all organic beings are found to resemble each other in descending degrees, so that they can be classed in groups under groups. This classification is evidently not arbitrary like the groupings of the stars in constellations (DARWIN, 1859, p. 411).

... the *arrangement* of the groups within each class, in due subordination and relation to the other groups, must be strictly genealogical in order to be natural; but the *amount* of difference in the several branches or groups, though allied in the same degree in blood to their common progenitor, may differ greatly, being due to the different degrees of modification which they have undergone; and this is expressed by the forms being ranked under different genera, families, sections, or orders (DARWIN, 1859, 420).

Al mismo tiempo, perdían valor clasificatorio las similitudes superficiales entre los organismos, originadas por convergencias o paralelismo, y que usualmente son el resultado de procesos de adaptación. De esta forma, las clasificaciones biológicas entraron a formar parte de las clasificaciones científicas, que de acuerdo con Ghiselin (1987), se caracterizan por ser etiológicas, no fenomenológicas:

It might have been thought (and was in ancient times thought) that those parts of the structure which determined the habits of life, and the general place of each being in the economy of nature, would be of very high importance in classification... These resemblances, though so intimately connected with the whole life of the being, are ranked as merely "adaptive or analogical characters ... It may even be given as a general rule, that the less any part

of the organization is concerned with special habits, the more important it becomes for classification ... But their importance for classification, I believe, depends on their greater constancy throughout large groups of species; and this constancy depends on such organs having generally been subjected to less change in the adaptation of the species to their conditions of life. That the mere physiological importance of an organ does not determine its classificatory value, is almost shown by the one fact, that in allied groups, in which the same organ, as we have every reason to suppose, has nearly the same physiological value, its classificatory value is widely different. (DARWIN, 1859, p. 414-415).

3 Las escuelas modernas de sistemática y la clasificación biológica

La incorporación de la teoría evolutiva en la clasificación llevó a un incremento significativo de sistemas de clasificación durante la segunda mitad del S. XIX y la primera del S. XX, y al surgimiento de la Escuela de taxonomía evolutiva, a partir de la cual se construyeron árboles genealógicos que incorporaban en la clasificación tanto el vector tiempo (usualmente inferido a partir de los registros fósiles) como la distancia patristica, es decir, la mayor o menor divergencia estructural de los grupos. Aunque susceptibles de jerarquización, ésta fue construída mediante el empleo de caracteres tanto primitivos como derivados, y en muchos casos, con base en similitudes causadas por convergencia o paralelismo. En consecuencia, dicha escuela reconoció tanto grupos *monofiléticos* (aquellos que incluyen a *todos* los miembros provenientes de un único ancestro, y al ancestro mismo) como *parafiléticos* (en los cuales sus miembros provienen de un único ancestro pero no todos los miembros forman parte del grupo; Fig. 1 d) y aún grupos *polifiléticos* (cuyos miembros provienen de dos o más ancestros).

Hacia mediados del S. XX surgió una segunda escuela, llamada fenética, de taxonomía numérica o neo-adansoniana, ya que revivió la tesis de Adanson (1727-1806) de incluir en la clasificación tantos caracteres como fuera posible, y de asignarles igual peso a fin de eliminar cualquier riesgo de arbitrariedad o subjetividad; de allí proviene el nombre de "similitud total". Los métodos de dicha escuela contienen una alta carga de operacionalismo pero un contenido limitado o nulo en cambios evolutivos de los caracteres, y las agrupaciones se basan en índices numéricos de similitud (Fig. 1 c)⁵.

Debido a que los resultados de agrupación no están basados en la distribución de caracteres sino en índices de similitud, se hace subjetivo trazar límites taxonómicos entre

⁵ La escuela cladística explicada en seguida ha recurrido a métodos numéricos propios de la escuela fenética para analizar la gran cantidad de datos obtenidos a partir de las secuencias de ADN, con el riesgo de que la aplicación de métodos foráneos a la cladística afecten sus fundamentos lógicos; autores como Wägele (2005) ya hablan de cladística fenética.

las agrupaciones obtenidas, y por lo tanto tuvo un impacto limitado en los sistemas de clasificación. Al respecto, Wagner señala:

As characters have no obvious built-in values, a common tendency today is simply to count all characters as equal, an approach credited to Michael Adanson (WAGNER, 1969, p. 70).

Por la misma época surge una tercera escuela, la sistemática filogenética o cladística, que sin duda ha sido la que mayor influjo ha ejercido sobre la clasificación biológica actual. Los grupos monofiléticos son los únicos reconocidos por esta escuela. Las clasificaciones resultantes de los organismos es un resultado *a posteriori* de la reconstrucción filogenética, y por lo tanto, está construída directamente a partir de los caracteres que, a la vez, permiten agrupar y diferenciar, es decir, los caracteres derivados y compartidos, o sinapomorfías. Por lo tanto, un resultado es el análisis de los caracteres, ya que se logra discriminar cuáles son primitivos o plesiomórficos y cuáles son derivados o apomórficos, cuáles están exentos de homoplasia y cuáles no, cuáles son compartidos y cuáles son únicos; es requerimiento, además, que de cada carácter se propongan sus estados o condiciones homólogas, y uno o más eventos de transformación entre dichos estados. Los caracteres empleados son intrínsecos y usualmente neutrales en términos de contenido adaptativo; a este respecto, varios autores contemporáneos (p. ej. SOBER, 1993) renuevan la tesis de Darwin en el sentido de que los caracteres adaptativos no necesariamente son útiles para reconstrucciones filogenéticas.

Un criterio operativo adicional de la cladística se basa en la parsimonia, entendida como una regla de inferencia más que un supuesto empírico de la realidad, con base en la justificación de que al minimizar hipótesis *ad hoc* de *no-homología* se maximiza el poder explicativo de los datos (KLUGE, 2005). Por lo tanto, es la congruencia de los caracteres y no la cantidad de caracteres la que optimiza la información filogenética. Al final del análisis, las hipótesis de relaciones filogenéticas se expresan en forma de diagramas (cladogramas) que representan eventos sucesivos de ramificación a través del tiempo, a partir de los cuales se extrae la subordinación de unos grupos en otros (Fig. 1 e); los cladogramas no contienen información directa acerca de distancias patrísticas. El cladograma de la Fig. 1e aporta el mayor contenido de información en cuanto a la informatividad de los caracteres empleados y a la subordinación de los grupos monofiléticos. Sin embargo, no todos los análisis filogenéticos son llevados a la clasificación derivada de éstos, bien sea por la naturaleza hipotética de éstos, por la falta de resolución apropiada, o por desinterés del investigador en refinar clasificaciones anteriores.

Varios autores (p. ej. DUPRÉ, 1999) reconocen un conflicto entre algunos de los principales objetivos en la clasificación (singularidad, predicción, estabilidad, cohesión y consistencia), ya que es difícil (o para algunos imposible) clasificar taxones en constante variación, y por lo tanto difícil o imposible recopilar en un único sistema de clasificación y transmitir la comunicación de información contenida en el sistema. El valor predictivo

de una clasificación se restringe a aquellos caracteres conocidos en taxones conocidos; no puede predecir la aparición de nuevos caracteres ni el destino biológico de los taxones actuales. No obstante, si dicha clasificación está basada en hipótesis de relaciones filogenéticas, la clasificación misma se convierte en parte de un proceso hipotético-deductivo, que paradójicamente busca desestabilización en la medida que se agrega la necesidad de verificar las hipótesis de parentesco, que están lejos de ser dogmas o leyes biológicas. Por lo tanto, buscar como *resultado final* una clasificación biológica basada en filogenia, implica una contradicción fundamental, lo cual no impide por supuesto, que dicha clasificación, como *producto intermedio*, se retroalimente y optimice por medio de los análisis filogenéticos (por ejemplo, véase Tabla I).

De acuerdo a Eldredge & Cracraft (1980, p. 239), no es apropiado ni recomendable emplear clasificaciones evolutivas debido a que la estructura lógica de las jerarquías lineales y su aplicación en los árboles filogenéticos hace imposible expresar de manera simultánea tanto las relaciones genealógicas como las similitudes de similitud general; en seguida, estos autores recomiendan que las clasificaciones deben ser basadas en cladogramas, para que unas y otros sirvan como sistemas generales de referencia en biología. Las clasificaciones basadas en cladogramas permiten sintetizar y recuperar información relacionada con los *patrones* de diversificación; al mismo tiempo, puede orientar la búsqueda de los *procesos* que han causado dicha diversificación, aunque esto no justifica la importancia desmedida que se le ha querido dar a través de la cladística de procesos, ya que, como argumenta Brady (1985), el análisis de patrones es independiente de la teoría evolutiva. Por otra parte, se debe agregar que los métodos filogenéticos permiten la incorporación de las homoplasias (caracteres 'imperfectos' o 'imperfectamente conocidos', o que no cumplen rigurosos criterios de homología) y que debido a la operatividad del método, estos caracteres aportan información parcial pero 'necesaria' para incrementar la resolución en los cladogramas; en consecuencia, gran parte de la clasificación biológica actual construida a partir de cladogramas está basada en homoplasias o en caracteres cuya homología sigue siendo cuestionable.

3.1 Redes y causalidad

La reticulación complica las agrupaciones tanto táxicas (p. ej. hibridación; Figs. 1 f, 3A) como intraindividuales o transformacionales (p. ej. redes de genes interactuantes; Fig. 3B; véase más adelante). No obstante, Sattler (1986) reconoce que las redes -más que las jerarquías- pueden ser una representación más adecuada, aunque más compleja, de la naturaleza, y que las jerarquías o sistemas circulares o lineales son una versión simplista y empobrecida de las redes, ya que ignoran algunas relaciones o interacciones. Por lo tanto, la causalidad seguiría un patrón de redes (*causalidad reticulada*), en las cuales se hace difícil o imposible reconocer subordinación (Figs. 1 f, 3). Sattler (1986) reconoce por lo menos nueve consecuencias de lo que él denomina el *pensamiento reticulado*, cuatro

Clasificación 'pre molecular'	Clasificación actual
Familia Hylobatidae	Familia Hylobatidae
Género <i>Hylobates</i>	Género <i>Hylobates</i>
Familia Pongidae	Familia Hominidae
	Subfamilia Pongidae
Género <i>Pongo</i>	Género <i>Pongo</i>
	Subfamilia Gorillinae
Género <i>Gorilla</i>	Género <i>Gorilla</i>
	Subfamilia Homininae
	Tribu Panini
Género <i>Pan</i>	Género <i>Pan</i>
Familia Hominidae	Tribu Hominini
Subfamilia Australopithecinae	Subtribu Australopithecina
Género <i>Ardipithecus</i>	Género <i>Ardipithecus</i>
Género <i>Australopithecus</i>	Género <i>Australopithecus</i>
Género <i>Kenyanthropus</i>	Género <i>Kenyanthropus</i>
Género <i>Orrorin</i>	Género <i>Orrorin</i>
Género <i>Paranthropus</i>	Género <i>Paranthropus</i>
Género <i>Sagelanthropus</i>	Género <i>Sagelanthropus</i>
Subfamilia Homininae	Subtribu Hominina
Género <i>Homo</i>	Género <i>Homo</i>

Tabla 1 – Comparación entre dos esquemas de clasificación de los homínidos. Nótese la mayor información de relaciones genéricas (por ejemplo entre Pan y Homo) en el esquema de la derecha (Tomado de Wood & Constantino, 2004).

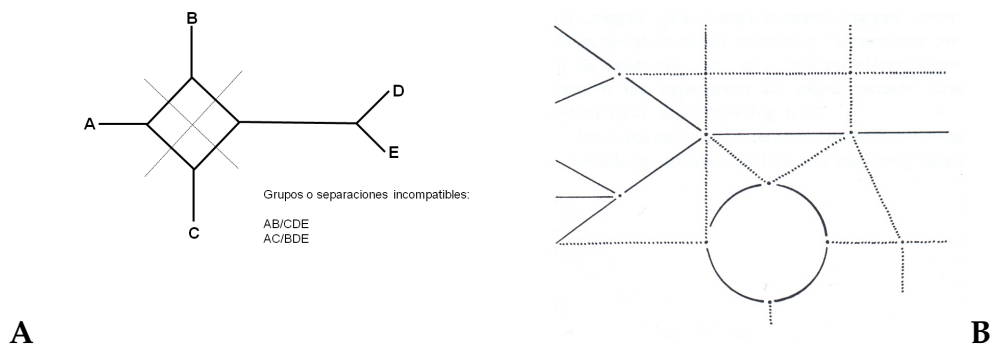


Figura 3: Dos diagramas que representan sistemas reticulados. **A.** Diagrama reticulado con agrupaciones incompatibles, debido a que algunos caracteres sustentan la agrupación AB/CDE en tanto que otros sustentan la agrupación AC/BDE, lo que indica que las hipótesis de homología de caracteres son inconsistentes. (Tomado de WÄGELE, 2005). **B.** Red hipotética de interacciones **robustas** (líneas sombreadas) y **débiles** (líneas interrumpidas). Las interacciones **robustas** constituyen la base tanto de causalidad linear jerárquica como de causalidad circular, mientras que las interacciones robustas y débiles **en su conjunto** representan causalidad en la red (Tomado de SATTLE, 1986, p. 131; **énfasis** nuestro).

de las cuales tienen relación directa con la clasificación:

- (1) la redes implican integración estructural y funcional;
- (2) estudiar la red en su conjunto es requisito para entender las partes; los estudios tradicionales de sólo una parte aislada de la red, son de utilidad limitada para entender la red en su conjunto;
- (3) el pensamiento reticulado involucra las bases de la investigación en biología, y por lo tanto tiene efectos profundos en las preguntas de investigación, los experimentos a realizar y los prospectos de nuevos programas de investigación;
- (4) siguiendo a Wuketits (1978, citado por SATTLE, 1986), la teoría sintética de la evolución está limitada por la noción de causalidad linear y por lo tanto, la causalidad reticulada proporciona una explicación más completa de la evolución, ya que considera las interacciones del sistema en su totalidad, tanto en sus aspectos internos como externos.

4 Conceptos y clasificación de genes

El concepto de gen fue usado por primera vez por W. Johansen en 1909 para describir unidades discretas cuya función es la herencia de caracteres. Un gen es una secuencia de nucleótidos que, al ser transcrita y traducida, codifica para una proteína funcional; está formado por exones, intrones y regiones no transcritas, y su secuencia de nucleótidos transcrita es unidireccional desde un extremo inicial 5' hasta un extremo final 3'. Los genes varían en tamaño, localización en el genoma, secuencia de nucleótidos y función, por lo cual estos criterios han sido utilizados para su clasificación. Sin embargo, éstos

no han sido desarrollados extensamente debido principalmente al número y a la amplia diversidad del tipo de secuencias a clasificar, que se ha intensificado recientemente con el descubrimiento de secuencias cortas en el genoma que se transcriben pero no se traducen en proteínas.

Con los avances de la biología molecular y del desarrollo, el concepto de gen se ha venido modificando por uno más dinámico, ya que se sabe que los genes, además de mutar, se rearrreglan, se duplican o pierden su funcionalidad y se convierten en pseudogenes. Por lo tanto, estudiar la evolución de los genes resulta mucho más complejo, debido a que estos procesos (rearrreglos, duplicaciones, cambios de funcionalidad, etc.) ocurren *dentro* de un mismo individuo e incluso, *dentro* de un mismo genoma. Así, la unidad en la evolución orgánica (la especie) se mantiene como un individuo, pero cada uno de los miles o millares de genes de un organismo también poseen su propia individualidad y su propio destino evolutivo, y en consecuencia, la selección natural o cualquier otro factor con capacidad de modificar el destino evolutivo, tiene dos escalas de acción posibles pero independientes, la *orgánica* y la *génica*. Por lo tanto, inferir la evolución de los linajes de genes es una tarea mucho más complicada que las de los propios organismos de los que hacen parte. Esta dificultad radica en tres problemas fundamentales:

- (1) El problema de *identidad* de la unidad génica; y
- (2) el problema de los *criterios de homología* entre genes; y
- (3) la evolución de los genes es *independiente* de la evolución de los organismos.

Al respecto, Hull resalta:

But according to Eldredge & Gould (1972), most species cannot change much during the course of their existence. Thus, they cannot evolve. However, like genes and organisms, they form lineages, and these lineages evolve (HULL, 1980, p. 328).

4.1 Duplicación de genes: ortólogos, parálogos y confusión

La duplicación de genes dificulta su identificación y reconocimiento ya que interrumpe la relación 1:1 entre genes y taxones (Fig. 4). La distinción entre genes ortólogos (genes homólogos interindividuales que resultan de eventos de especiación) y parálogos (genes homólogos que resultan de eventos de duplicación dentro de un individuo), aunque crucial para entender las relaciones evolutivas de los genes, solo es posible a través de un análisis filogenético que incluya todas las copias de dichos genes en un amplio espectro taxonómico, una tarea dispendiosa y experimentalmente poco trivial. En consecuencia, la identidad de un gen se reconoce en la práctica por la similitud de su secuencia con otros genes, un criterio insuficiente para hipotetizar homología entre

secuencias (GOGARTEN; OLENDZENSKI, 1999). Numerosos estudios demuestran que genes que comparten un ancestro común pueden ser divergentes en secuencia y haber adquirido funciones nuevas (p. ej. KRAMER *et al.* 2004; IRISH; LITT, 2005; PUEYO; COUSSO, 2005, entre otros). En contraste, genes que no comparten un ancestro en común pueden adquirir/codificar independientemente para motivos proteicos similares y pueden ser reclutados para las mismas funciones (YAN *et al.* 2004). El aumento en el número de copias de genes a causa de procesos de duplicación incrementa el *paisaje* para la aparición de nuevas funciones (neofuncionalización), la redistribución de funciones originales en distintos parálogos (subfuncionalización), o la aparición de pseudogenes sin función aparente (OHNO, 1970; FORCE *et al.* 1999; THORNTON; DESALLE, 2000), lo que complica la clasificación de genes mediante criterios funcionales.

4.2 Familias de genes

Una familia de genes se refiere a un grupo de ortólogos en un amplio rango taxonómico (Fig. 4), cuyas proteínas codifican dominios específicos conservados. Por ejemplo, las kinasas, ATPasas, y algunos factores de transcripción, tales como MADS-box (ÁLVAREZ-BUYLLA *et al.* 2000), HOX (AMORES *et al.* 1998; LEMONS; MACGINNIS, 2006) y PAX (KOZMIK, 2005) forman familias de genes en eucariotas, cuya secuencia de nucleótidos aunque variable (especialmente en sus extremos 5' y 3') posee dominios comparables (especialmente en su región codificante). Una familia de genes puede mantenerse como copia única en los taxones donde esta presente aunque la condición más común es que debido a eventos de duplicación no exista correspondencia 1:1 entre número de genes y taxones (Fig. 4). Es también frecuente que a la diversificación de un linaje de genes se atribuyan especializaciones funcionales que resultan en modificaciones morfológicas, las que a su vez están íntimamente ligadas con la diversificación de los organismos que las poseen. Ha habido entonces un interés creciente en estudiar funcionalmente grupos de genes que comparten un ancestro en común en diferentes grupos taxonómicos y así mismo la necesidad de agruparlos y clasificarlos.

Entre otras categorías que han sido propuestas con el ánimo de agrupar grupos más grandes o más específicos de genes y sus proteínas correspondientes están las superfamilias y las subfamilias de genes-proteínas. Las superfamilias de genes parecen ser solo un superlativo para agrupar de manera arbitraria un número elevado de genes. No existen parámetros, reglas o distinciones explícitas para distinguir una familia de una superfamilia de genes. En muy pocos casos se pueden distinguir superfamilias y familias de acuerdo a los diferentes dominios proteicos que se mantienen en grandes grupos (superfamilias) y otros adicionales que solo se encuentran en un grupo o en otro de genes (familias); sin embargo, esta distinción es también arbitraria. Las superfamilias no son comparables a las jerarquías taxonómicas tradicionales, debido a que no es clara una mayor universalidad de las superfamilias con respecto a las familias de genes. Por su

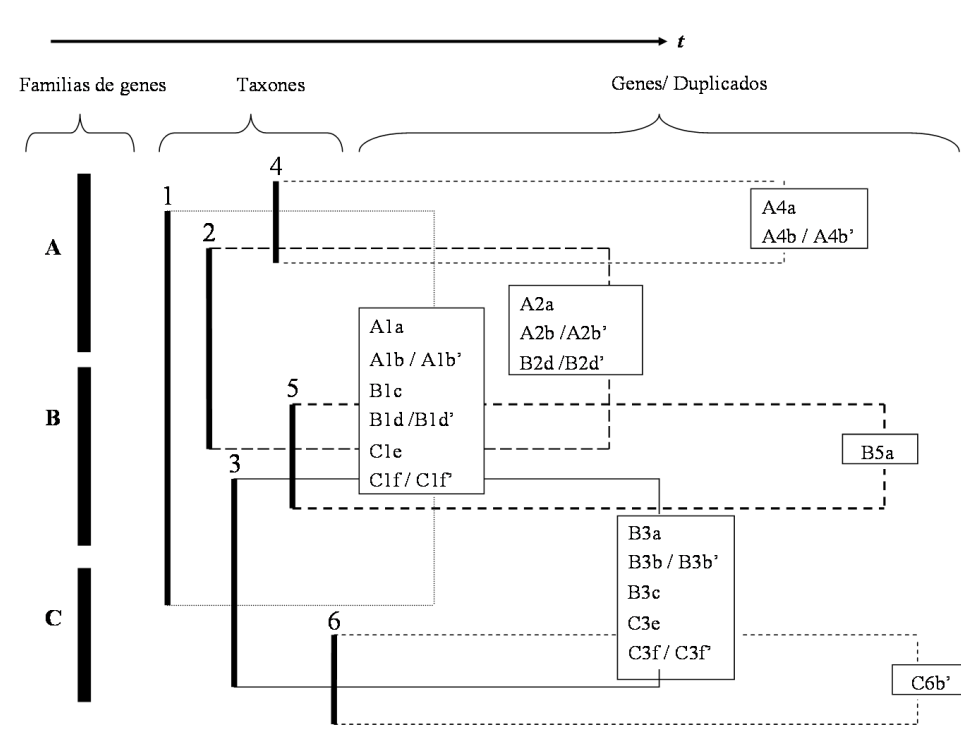


Figura 4: Diagrama que ilustra tres familias de genes (A, B, C), 6 taxones (1-6) y 26 genes o sus duplicados. La incorporación de taxones interrumpe la subordinación directa entre las familias de genes y los genes o sus duplicados. La intersección de los taxones 1, 2 y 3 con por lo menos dos familias de genes se debe a que los eventos de diversificación de familias de genes precedieron a la diversificación taxonómica. Eventos posteriores de duplicación incrementan el número de genes en cada taxón. Cada gen único o cada gen duplicado pueden proseguir sus propios destinos evolutivos. La correspondencia de letras minúsculas (a-f) denota ortología, en tanto que la notación a,a' (por ejemplo) indica paralogía entre las copias correspondientes. Ni las familias de genes, ni los taxones, ni los genes o sus duplicados aportan por si mismos suficientes criterios de clasificación, y resultan incongruentes entre sí.

parte las subfamilias de proteínas se han propuesto para agrupar proteínas relacionadas evolutivamente, que adicionalmente poseen la misma función (THOMAS *et al.* 2003; MI *et al.* 2005; PANTHER – Protein ANalysis THrough Evolutionary Relationships). La función de una proteína, como será explicado mas adelante, es un concepto relativo y variable según el nivel estructural al que se refiera.

4.3 Cómo clasificar un gen: anotación de genes con base en su función (Gene Ontology, GO)

Actualmente, la clasificación de genes depende fundamentalmente de su función. No obstante, este criterio de clasificación genera un problema profundo, debido a que una sola proteína puede tener dos o más funciones diferentes a distintos niveles estructurales; por lo tanto, un gen- proteína puede ser categorizado bajo diferentes criterios: 1) el proceso biológico en el que participa; 2) el compartimento celular del que forma parte y 3) la función molecular a la que se asocia. Cada criterio puede producir por si mismo una clasificación diferente. Esta serie de criterios se conoce con el nombre de ontología génica (Gene Ontology GO, <http://www.geneontology.org/>).

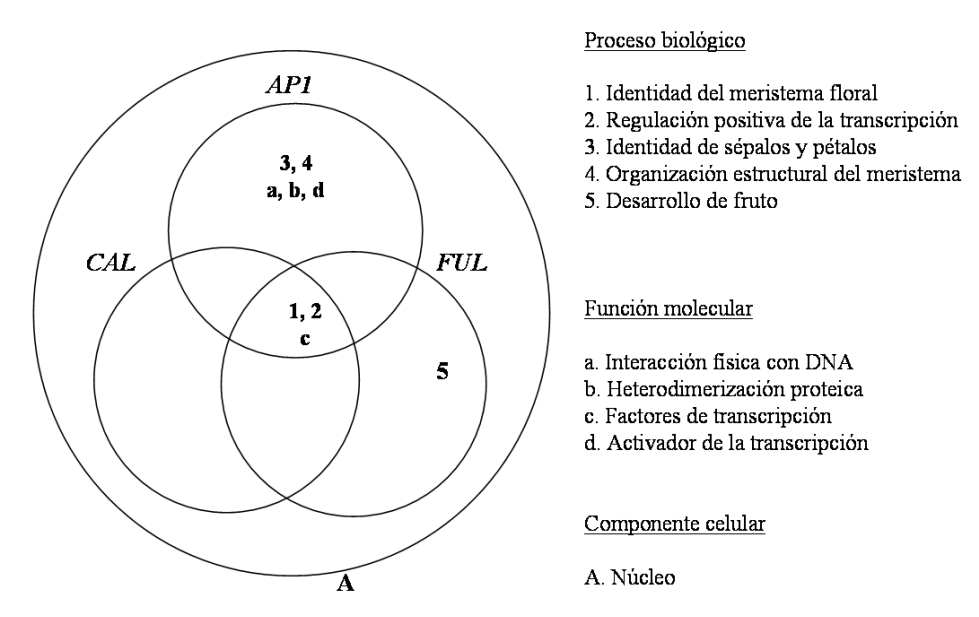


Figura 5: Diagrama que ilustra la insuficiencia de tres criterios usados en 'Gene Ontology' (GO): Procesos biológicos, función molecular y componente celular. Los caracteres 3, 4, 5, a, b y d son únicos a uno de los parálogos; los caracteres 1, 2 y c son comunes a los tres parálogos. Ninguno de los tres criterios por si mismo permite distinguir un parálogo de otro.

Por ejemplo, la Fig. 5 ilustra las dificultades en la aplicación de los criterios de GO en la clasificación del gen *APETALA 1* (*AP1*) un factor de transcripción MADS-box que determina la formación tanto del meristema floral como de los sépalos y los pétalos en *Arabidopsis*, así como de sus parálogos *CAULIFLOWER* (*CAL*) y *FRUITFULL* (*FUL*). Este caso refleja uno de los problemas más frecuentes del uso de GO en la clasificación de genes: las bases de datos son insuficientes para diferenciar un gen de sus copias (parálogos) ya que éstas no difieren ni en los procesos biológicos, ni en el componente celular, ni tampoco en la función molecular atribuida a cada uno de los parálogos.

4.4 Clasificación de secuencias del genoma que no son genes

Adicionalmente al RNA mensajero (mRNA) existen otras secuencias cortas que son transcritas del DNA nuclear pero no resultan en la producción de proteínas. Estas secuencias cortas (de aproximadamente 22 nucleótidos) están presentes en animales y plantas y son conocidas como microRNAs (miRNA) y recientemente han recibido gran atención debido a que presentan una alta similitud en secuencia con algunos mRNA y parecen controlar su expresión y función (LAGOS-QUINTANA *et al.* 2001; PASQUINELLI; RUVKUN, 2002; REINHART *et al.* 2002). Criterios relacionados con expresión y biogénesis permiten diferenciar miRNAs de otras secuencias cortas presentes en el genoma y permiten reconocer secuencias identificadas experimentalmente como nuevos miRNAs (LAGOS-QUINTANA *et al.* 2001; REINHART *et al.* 2002; AMBROS *et al.* 2003).

Sin embargo, a pesar del esfuerzo por categorizar diferentes tipos de secuencias cortas aún no existe un consenso en la diversidad de estas secuencias en el genoma y en la variación de funciones o precursores que éstas puedan tener. Este es por ejemplo el caso de los siRNAs (small interference RNAs; AMBROS *et al.* 2003; XUE *et al.* 2005), secuencias que también regulan expresión de mRNA pero que a diferencia de los miRNA varían en sus precursores. Asimismo, Seringhaus & Gerstein (2008) notan que:

Since genetic nomenclature is keyed to discrete genes, short transcribed regions located outside of identified genes are troublesome. They sometimes end up listed in sequence of databanks sporting identifiers similar to those of genes, which can be confusing. To further complicate things, experiments on non-gene transcription show that some of this activity occurs in pseudogenes, regions of the genome long considered fossils of past genes. In a transcriptional sense, dead genes appear to come to live, with some clues even suggesting that they might help regulate other genes (SERINGHAUS; GERSTEIN, 2008, p. 468).

Es evidente que la dificultad de clasificar secuencias de ADN que no constituyen genes aplica también a los transposones, que son regiones del genoma que son capaces de moverse y autoreplicarse. Estas secuencias pueden ser muy abundantes en algunos genomas, pueden replicarse de diferente forma, y producen mutaciones en el genoma y en los genes según las regiones donde se insertan. Wicker *et al.* (2007) propusieron un sistema de clasificación de transposones basado en los mecanismos de transposición, la similitud de secuencias y las relaciones estructurales entre transposones que incluye en orden jerárquico: clases, subclases, órdenes, superfamilias, familias y subfamilias con la intención de hacerlo comparable a la clasificación de organismos. Según este sistema, existen transposones clase I, los cuales requieren un RNA intermediario para su proceso de transposición, y clase II, los cuales pueden moverse en forma de DNA. Las subclases distinguen transposones cuya copia se reintegra al genoma de aquellos que no se copian y cuya secuencia original es la que se mueve. Los órdenes difieren según los mecanismos de inserción de los transposones. Las superfamilias se diagnostican por una misma estrategia de replicación pero varían según la secuencia a nivel de aminoácidos interna (debido a que muchas veces los transposones codifican para proteínas de transposición) y las secuencias que flanquean al transposón luego de su transposición. Las familias comparten similitud a nivel de secuencia de DNA. Las subfamilias se definen con base en relaciones de ancestría-descendencia entre transposones dentro de un mismo genoma y pueden distinguir entre poblaciones de transposones que se mueven autónomamente y los que no. En realidad la asignación de un transposón a una familia y a una subfamilia es problemática, como lo notan Wicker *et al.*:

The precise definition of a family is problematic because groups of transpos-

ble elements with similar features sometimes form a continuum of sequence homology; elements from one end of the spectrum have little DNA sequence identity with those at the other end... we define a family as a group of transposable elements that have DNA sequence similarity in their coding region (if present) internal domains or their terminal repeat region. For practical reasons, we specify strong sequence similarity as 80% or more in at least 80% of the aligned sequence (WICKER *et al.*, 2007, p. 977).

Wicker *et al.* reconocen que el uso de un porcentaje de similitud para formar grupos de transposones posee el riesgo inminente de confundir similitud con homología:

A natural taxonomic classification for transposable elements therefore requires their continuing evolutionary and functional analyses. At present even if such analyses can be made within superfamilies, they remain difficult for the upper levels of the classification (classes and subclasses). In other words, the question of a common origin of all classes, subclasses and superfamilies remains open (WICKER *et al.*, 2007, p. 981).

4.5 Difícil de clasificar, difícil de nombrar

Aunque las características que distinguen un gen de otro están relativamente bien delimitadas, la nomenclatura de genes es confusa y ambigua, carece de convenciones apropiadas, es informal, descentralizada y en consecuencia variable según el grupo de organismos. Existe controversia en cuanto a la falta de criterios en biología molecular para nombrar y clasificar genes, generada por la producción masiva de secuencias, por la asociación de la nomenclatura de genes con su función y por las diversas escalas biológicas en las que se pueden categorizar las funciones de un solo gen (LYON *et al.* 2002; DIMMER *et al.* 2008).

Most disciplines know how to handle the naming of newly discovered objects. Not so the molecular biologists, whose profligate and undisciplined labeling is hampering communication... access to and communication within that discipline will be greatly hindered unless more systematic and comprehensible systems of nomenclature are developed (Nature 389 (6646), p. 1, comentario editorial).

Los avances experimentales han jugado un papel crucial en la nomenclatura y clasificación de genes. Inicialmente, los genes que podían ser aislados, identificados y caracterizados funcionalmente eran tan escasos, que los investigadores tuvieron la oportunidad de nombrar los genes para hacer referencia al fenotipo/función del gen (SERINGHAUS; GERSTEIN, 2008; véase también <http://tinman.nikunnakki.info/>). Así se empezaron a nombrar genes como *SUPERMAN* (*SUP*) y *KRYPTONITE* (*KYP*), el

primero un locus cuya mutación incrementa el número de estambres en la flor (BOWMAN *et al.* 1992) y el segundo un gen que regula a *SUPERMAN* (JACKSON *et al.* 2002). Entre otros nombres aparecieron también *FARINELLI* (*FAR*), cuyo mutante en flores de *Antirrhinum* presenta estambres estériles (Davies *et al.* 1999); *VAN GOGH* (*Vang*), cuyo mutante en *Drosophila* produce pelos a modo de pinceladas discretas (TAYLOR *et al.* 1998) y *SARAH*, cuya mutación causa en *Drosophila* el aborto de huevos (HORNER *et al.* 2006). Todos estos nombres aunque fáciles de asociar con el fenotipo, no obedecen a un sistema nomenclatural, ni implican jerarquía alguna; son nombres triviales que poco explican la naturaleza de la secuencia o la relación con otros genes y en consecuencia de la homología del gen o de la relación de ancestría en común entre sus ortólogos.

Con la capacidad de generar mutantes experimentalmente, se ha incrementado el número de nombres aleatorios y triviales de los mutantes, lo cual ha generado tres problemas fundamentales:

- (1) debido al efecto de redundancia génica, existen copias o incluso genes diferentes cuyo mutante no se distingue del fenotipo "silvestre", en estos casos el nombre de un gen no puede ser asignado con base en el fenotipo mutante;
- (2) en diferentes estadios de desarrollo el mismo gen puede desempeñar funciones diferentes; en consecuencia, dos o más fenotipos pueden estar asociados a un mismo gen y varios nombres podrían ser aplicados a una sola secuencia;
- (3) diferentes genes que no comparten una relación de ancestría descendencia pueden estar asociados con el mismo fenotipo y entonces genes diferentes estarían asociados bajo un mismo nombre.

Por el contrario se encuentran numerosos sinónimos para un mismo gen. Por ejemplo, el gen *APETALA1* (responsable de la identidad de órganos florales) tiene por lo menos seis sinónimos (*AGL7*, *AP1*, *AP1_ARATH*, *At1g69120*, *F4N2.9*, *IPI00543034*), que, a diferencia de los sinónimos taxonómicos, son igualmente válidos; lo anterior genera un caos nomenclatural debido a que no existen parámetros establecidos para su denominación. Por lo tanto sus nombres son triviales, confusos o arbitrarios ya que corresponden a números de accesiones (códigos), clones, o algunas veces asociaciones con otros genes. Esto resulta ser muy común en grandes grupos de factores de transcripción; por ejemplo, el acrónimo *AGL* (*AGAMOUS-like*) se usa para todos los genes que comparten ciertos dominios proteicos con el locus *AGAMOUS*, que había sido clonado previamente, y cuya secuencia y fenotipo son conocidos (el mutante forma flores sin órganos reproductivos; Bowman *et al.* 1989). En *Arabidopsis* hay más de 80 genes *AGL* (*AGAMOUS-Like*) que se diferencian en secuencia, función y expresión pero en su nomenclatura solo se diferencian por el número adicional al acrónimo *AGL* (*AGL6*, *AGL12*, *AGL24* etc.).

Existen varias iniciativas que buscan estandarizar la nomenclatura génica; por ejemplo, la *Saccharomyces Genome Database* ([SDG](#)) exige que el nombre de los genes de

levadura con secuencia, expresión y función conocidas lleve tres letras seguidas de un número, y que los alelos dominantes se denoten con letra mayúscula y los recesivos con minúscula. Las tres letras deben hacer referencia a un fenotipo, un producto génico (proteína) o una función. Adicionalmente recomienda que se evite el uso de nombres de genes de otros organismos, a menos que sean los ortólogos en levadura. De forma similar existen reglas para nombrar genes en otras cepas de levadura, *Candida albicans* (www.candidagenome.org/Nomenclature.shtml), *Drosophila* (http://flybase.org/static_pages/docs/nomenclature/nomenclature3.html), ratas (<http://rgd.mcw.edu/nomen/nomen.shtml>) y grupos de genes como citocromos (NELSON, 2006) glicosil transferasas (MACKENZIE *et al.* 1997) y receptores olfativos en mamíferos (GLUSMAN *et al.*, 2000). Aunque estos proyectos que se vienen desarrollando con el fin de estandarizar un sistema que permita la clasificación de genes que ya han sido aislados y caracterizados, así como la incorporación de nuevas secuencias y nuevos conocimientos asociados, las herramientas de anotación y clasificación de secuencias parecen ser el resultado de esfuerzos locales de grupos de investigación particulares, pero una jerarquía estandarizada para todos los genes a través de un paisaje organizativo amplio es todavía incipiente.

Las reglas en la nomenclatura de secuencias cortas apenas empiezan a delinearse, pero parecen ser aplicadas con más rigurosidad que la nomenclatura de genes. Los miRNAs son nombrados usando el prefijo “miR” seguido de un número específico (p. ej. miR127). Los números se asignan consecutivamente según sean encontrados experimentalmente. Los números son los mismos para miRNAs ortólogos en organismos tan diferentes como una planta y un animal (AMBROS *et al.*, 2003; GRIFFITHS-JONES, 2004), lo que contrasta con la nomenclatura de genes. En este caso, los organismos no se interponen en la clasificación o la nomenclatura de miRNAs y es relativamente más fácil identificar miRNAs de distintos taxones.

Los criterios para nombrar transposones y grupos de transposones (WICKER *et al.*, 2007) son: nombres de familias pueden incluir letras o letras y números sin guiones, ni subrayados. No deben ser mas largas de seis sílabas y deben ser fáciles de pronunciar (al menos en inglés para facilitar su uso en simposios). Nombres de transposones deben incluir un código de tres letras donde la primera haga referencia a la clase, la segunda al orden y la tercera a la superfamilia, seguido del nombre de la familia y un ID dado por la accesión (código) en las bases de datos que corresponde a la secuencia donde el transposón fue encontrado. Así RLC_Angela_AA123456-1 sería (leído de derecha a izquierda) el primer elemento en el gen AA123456 de la familia *Angela*, superfamilia *Copia* (C), orden LTR (L), clase I Retrotransposons (R).

Las reglas nomenclaturales estandarizadas han sido desarrolladas muy lentamente con respecto a la producción masiva de datos moleculares. Las bases de datos comenzaron a acumular secuencias correspondientes a regiones del genoma de numerosísimos organismos con la intención de centralizar información de forma organizada, pero

carentes de un sistema nomenclatural preciso. La nomenclatura de genes y regiones cortas no codificantes del genoma empezó a concertarse décadas después de la secuenciación de genes y genomas y del reconocimiento de la presencia de secuencias cortas no codificantes del genoma. Los retos de clasificación y nomenclatura de genes son incalculables a las puertas de los avances en genómica, donde a cada secuencia y cada nombre se asocian múltiples funciones e interacciones que solo pueden ser interpretadas involucrando numerosas escalas biológicas. La interpretación de los datos queda en manos del investigador, pero un sistema de clasificación y nomenclatura no puede ser personalizado y debe ser estandarizado y aplicado con urgencia por la comunidad científica moderna:

Of course, significant scientific labors await anyone pursuing this approach. Biologists will have to choose which standardized attributes are important enough to explore in any given high-throughput experiment. They must decide how best to cluster genes and their products to illuminate the truly important connections. Such challenges —opportunities really — are among the fruits genomics brings to biology (SERINGHAUS; GERSTEIN, 2008, p. 472)

5 Conclusiones

A lo largo de la historia de la clasificación de taxones se puede apreciar

- (a) la tendencia a retirar el esencialismo del proceso de clasificación (cf. HULL, 1965);
- (b) el reemplazo de sistemas a manera de escalas ascendentes o descendentes, lineares (Fig. 1 a) o no (Fig. 1 b), en sistemas jerárquicos (Fig. 1 d-e);
- (c) el uso de caracteres intrínsecos;
- (d) la búsqueda de sistemas naturales y objetivos que reemplacen a los sistemas artificiales y subjetivos, respectivamente;
- (e) la implementación de la sistemática filogenética como la única aproximación capaz de reconstruir grupos monofiléticos con base en caracteres derivados y compartidos, y de detectar aquellos grupos polifiléticos o parafiléticos — y los caracteres plesiomórficos, convergentes o paralelos que los han producido.

No obstante la mayoría de análisis filogenéticos actuales están basados en los que autores tales como Wägele (2005) y otros han denominado cladística fenética, un híbrido originado por la aplicación de técnicas numéricas a teorías cladísticas. La teoría de la clasificación y de la sistemática debe también considerar la necesidad de analizar sistemas reticulados tanto a nivel de taxones (ej. especies híbridas) como a nivel molecular (p. ej. interacción de genes o de proteínas).

La clasificación de genes es particularmente problemática debido a su inmensa diversidad en un solo individuo, a la variación y diversificación de los linajes de genes en diferentes individuos y a la presencia de los mismos linajes de genes en diferentes especies. Los genes pueden ser agrupados basados en criterios diferentes para su clasificación, según la especie a la que pertenecen, según las secuencias que comparten, la función que desempeñan, los dominios proteicos para los que codifican, los sitios en los que se expresan a nivel celular o a nivel estructural solo por nombrar algunos. El problema principal radica en que estos criterios independientemente son insuficientes para reconocer genes individuales, particularmente aquellos que hacen parte de grandes linajes presentes en un rango taxonómico grande, que son el resultado de procesos de duplicación y que poseen funciones parecidas si no idénticas y en consecuencia se expresan en los mismos sitios a nivel celular y a nivel estructural. Por otra parte estos criterios resultan en la mayoría de los casos arbitrarios y artificiales y no necesariamente reflejan relaciones evolutivas cercanas entre genes.

Como resultado de la adquisición descentralizada de secuencias génicas de numerosísimos organismos coincidente con los avances tecnológicos en los procesos de secuenciación, la explosión de datos ocurrió antes o simultáneamente con los intentos de nomenclatura génica. De alguna forma el periodo de recopilación de datos, comparación de secuencias y la toma de decisión de centralizar un modo de nomenclatura similar al de la época lineana en la clasificación de organismos no ha ocurrido (y no ocurrió a tiempo) en el mundo de la clasificación de genes. Ninguna otra ciencia, ni la física, ni la química aunque con entidades moleculares similares ha sufrido de la falta de criterios de clasificación tan drásticamente como la biología molecular. En resumen, la nomenclatura de genes es comparable al caos nomenclatural existente antes de Linneo, la comparación de genes mediante similitud de secuencias nos recuerda el sistema de Adanson basado en criterios de similitud numérica, y la clasificación de genes con base en la función es remembranza de la adoptada en su momento por Cuvier y sus seguidores.

Finalmente, el descubrimiento de secuencias cortas que se esconden en intrones de secuencias mas grandes o en regiones poco conocidas (o aún no exploradas) de un genoma requiere de sistemas de categorización diferentes a las establecidas para los genes. La clasificación de estas entidades intenta capturar en la nomenclatura la homología de secuencias idénticas. La evolución de los elementos móviles del genoma es más difícil de entender debido al alto número de copias que el mismo elemento puede tener en un genoma. Aun así la nomenclatura busca reflejar las propiedades de replicación, la estructura y la biogénesis de la secuencia, características que aun no han sido adoptadas en la nomenclatura de genes⁶.

⁶ Posterior a este artículo, el autor desarrolló algunos puntos pertinentes para la teoría evolucionista de la cooperación en las siguientes publicaciones: Pabón-Mora et al. (2012); Pabón-Mora, Bharti et al. (2013); Pabón-Mora, Hidalgo et al. (2013); Pabón-Mora et al. (2014); Arango-Ocampo et al. (2016); Madrigal et al. (2017); Zumajo-Cardona et al. (2016); Zumajo-Cardona et al. (2017); Ortiz-Ramírez et al. (2018).

Referências bibliográficas

ADANSON, M. *Familles des Plantes*. Paris: Vincent, 1763.

ÁLVAREZ-BUYLLA, E. R. et al. An ancestral MADS-box gene duplication occurred before the divergence of plants and animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 97, n. 10, p. 5328-5333, May 2000.

AMBROS, V. et al. A Uniform System for microRNA annotation. *RNA*, v. 9, n. 3, p. 277-279, 2003.

AMORES, A. et al. Zebrafish hox clusters and vertebrate genome evolution. *Science*, v. 282, n. 5394, p. 1711-1714, Nov. 1998.

APPEL, T. A. *The Cuvier-Geoffroy debate: French biology in the decades before Darwin*. New York: Oxford University Press, 1987.

ARANGO-OCAMPO C.; ALZATE, J. F.; González, F.; Pabón-Mora, N. The developmental and genetic bases of petal loss in *Bocconia frutescens* and *Macleaya cordata* (Chelidoniae: Papaveraceae). *Evo-Devo*, v. 7, p. 16, 2016. DOI: 10.1186/s13227-016-0054-6.

BERLIN, B. *Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton: Princeton University Press, 1992.

BOWMAN, J. L. et al. Superman, a regulator of floral homeotic genes in Arabidopsis. *Development*, v. 114, n. 3, p. 599-615, mar. 1992.

BOWMAN, J. L.; SMYTH, D. R.; MEYEROWITZ, E. M. Genes directing flower development in Arabidopsis. *The Plant Cell*, v. 1, n. 1, p. 37-52, 1989.

BRADY, R. H. On the independency of systematics. *Cladistics*, v. 1, n. 2, p. 113-126, Mar. 1985.

CANDOLLE, A. P. de. *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris: Déterville, 1813.

CROWSON, R. A. *Classification and biology*. London: Heinemann Educational, 1970.

DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray, 1859.

DAVIES, B. et al. Plena and Farinelli: redundancy and regulatory interactions between two Antirrhinum MADS-box factors controlling flower development. *The EMBO Journal*, v. 18, p. 4023-4034, 1999.

DIMMER, E. C. et al. The gene ontology: providing a functional role in proteomic Studies. *Practical Proteomics*, v. 1, 2008.

DUPRÉ, J. On the impossibility of a monistic account of species. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 3-22.

ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. New York: Columbia University Press, 1980.

FORCE, A. et al. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics*, v. 151, n. 4, p. 1531-1545, Apr. 1999.

FOUCAULT, M. *Las palabras y las cosas: una arqueología de las ciencias humanas*. Buenos Aires: Siglo XXI, 2002.

GHISELIN, M. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 127-143, Apr. 1987.

GHISELIN, M. T. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: State University of New York Press, 1997.

GLUSMAN, G. et al. The olfactory receptor gene superfamily: data mining, classification, and nomenclature. *Mammalian Genome*, v. 11, n. 11, p. 1016-1023, Nov 2000.

GOGARTEN, J. P.; OLENDZENSKI, L. Orthologs, paralogs and genome comparisons. *Current Opinion in Genetics & Development*, v. 9, n. 6, p. 630-636, Dec. 1999.

GRIFFITHS-JONES, S. The microRNA registry. *Nucleic Acids Research*, v. 32, p.109-111, 2004.

HOPWOOD, A. T. The development of pre-Linnaean taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London*, v. 170, n. 3, p. 230-234, 1957.

HORNER, V. L. et al. The *Drosophila* calcipressin sarah is required for several aspects of egg activation. *Current Biology*, v. 16, n. 14, p. 1441-1446, 2006.

HULL, D. L. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (I). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 15, n. 60, p. 314-326, 1965.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (II). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 16, n. 61, p. 1-18, 1965.

IRISH, V.; LITT, A. Flower development and evolution: gene duplication, diversification and redeployment. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 454-460, Aug. 2005.

- JACKSON, J. P. et al. Control of CpNpG DNA methylation by the KRYPTONITE histone H3 methyltransferase. *Nature*, v. 416, n. 6880, p. 556-560, Apr. 2002.
- KLUGE, A. G. What is the rationale for 'Ockham's razor' (a.k.a. parsimony) in phylogenetic inference? In: ALBERT, V. A. (Ed.). *Parsimony, phylogeny, and genomics*. Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 15-42.
- KOZMIK, Z. Pax genes in eye development and evolution. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 430-438, Aug. 2005.
- KRAMER, E. M.; JARAMILLO, M. A.; DI STILIO, V. S. Patterns of gene duplication and functional evolution during the diversification of the *AGAMOUS* subfamily of MADS box genes in angiosperms. *Genetics*, v. 166, n. 2, p. 1011-1023, Feb. 2004.
- LAGOS-QUINTANA, M. et al. Identification of novel genes coding for small expressed RNAs. *Science*, v. 294, n. 5543, p. 853-858, Oct. 2001.
- LEMONS, D.; MCGINNIS, W. Genomic evolution of hox gene clusters. *Science*, v. 313, n. 5795, p. 1918-1922, Sept. 2006.
- LOTSY, J. P. *Evolution by means of hybridization*. The Hague: M. Nijhoff, 1916.
- LOVEJOY, A. O. *The great chain of being: a study of the history of an idea*. Cambridge: Harvard University Press, 1936.
- LYON, G. D.; NEWTON, A. C.; MARSHALL, B. The need for a standard nomenclature for gene classification (a nucleotide function code) and an automated data-based tool to assist in understanding the molecular associations in cell signalling in plant-pathogen interactions. *Molecular Plant Pathology*, v. 3, n. 2, p. 103-109, 2002.
- MACKENZIE, P. I. et al. The UDP glycosyltransferase gene superfamily: recommended nomenclature update based on evolutionary divergence. *Pharmacogenetics*, v. 7, n. 4, p. 255-269, Aug. 1997.
- MADRIGAL Y.; ALZATE, J.F.; PABÓN-MORA, N. Evolution and expression patterns of *TCP-like* genes in Asparagales. *Frontiers in Plant Science*, 2017. DOI: 10.3389/fpls.2017.00009
- MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MI, H. et al. The PANTHER database of protein families, subfamilies, functions and pathways. *Nucleic Acids Research*, v. 33, p. D284-D288, 2005.
- ORTÍZ-RAMÍREZ, C.I.; PLATA-ARBOLEDA, S.; PABÓN-MORA, N. Evolution of genes associated with carpel patterning and fruit development in Solanaceae. *Annals of Botany*, 2018. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy007>.

- PABÓN-MORA, N.; B. AMBROSE; LITT., A. Poppy *APETALA1/FRUITFULL* orthologs control flowering time, branching, perianth identity and fruit development. *Plant Physiology*, v. 158, p. 1685-1704, 2012. ISSN: print: 0032-0889, online: 1532-2548.
- PABÓN-MORA, N.; BHARTI, S.; HOLAPPA, L.; KRAMER, E.; LITT., A. The *Aquilegia FRUITFULL*-like genes play key roles in leaf morphogenesis and inflorescence development. *The Plant Journal*, v. 74, p. 197-212, 2013.
- PABÓN-MORA, N.; HIDALGO, O.; GLEISSBERG, S.; LITT., A. Assessing duplication and loss of *APETALA1/FRUITFULL* homologs in Ranunculales. *Frontiers in Plant Science*, 2013. DOI: 10.3389/fpls.2013.00358.
- PABÓN-MORA, N.; G. K-S WONG; AMBROSE, B.A.. Evolution of fruit development genes in flowering plants. *Frontiers in Plant Science*, 2014. DOI: 10.3389/fpls.2014.0030.
- NELSON, D. R. Cytochrome p450 nomenclature, 2004. *Methods in Molecular Biology*, v. 320, p. 1-10, 2006.
- NELSON, G. J.; PLATNICK, N. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.
- O'HARA, R. J. Trees of history in systematics and philology. *Memoire della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, v. 27, n. 1, p. 81-88, 1996.
- OHNO, S. *Evolution by gene duplication*. Berlin: Springer, 1970.
- PADIAN, K. Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Systematic Biology*, v. 48, n. 2, p. 352-364, 1999.
- PANCHEN, A. L. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- PASQUINELLI, A. E.; RUVKUN, G. Control of developmental timing by micrnas and their targets. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, v. 18, p. 495-513, 2002.
- PUEYO, J. I.; COUSO, J. P. Parallels between the proximal-distal development of vertebrate and arthropod appendages: homology without an ancestor? *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 439-446, Aug. 2005.
- REINHART, B. J. et al. MicroRNAs in plants. *Genes and Development*, v. 16, n. 13, p. 1616-1626, Jul. 2002.
- RIDLEY, M. *Evolution and classification: the reformation of cladism*. London: Longman, 1986.
- SATTLER, R. *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives*. Berlin: Springer, 1986.

SERINGHAUS, M.; GERSTEIN, M. Genomics confounds gene classification. *American Scientist*, v. 96, n. 6, p. 466-472, Nov./Dec. 2008.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

STEVENS, P. F. *The development of biological systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, nature, and the natural system*. New York: Columbia University Press, 1994.

TAYLOR, J. Van Gogh: a new *Drosophila* tissue polarity gene. *Genetics*, v. 150, n. 1, p. 199-210, Sept. 1998.

THOMAS, P. D. et al. Panther: a library of protein families and subfamilies indexed by function. *Genome Research*, v. 13, n. 9, p. 2129-2141, Sept. 2003.

THORNTON, J.; DESALLE, R. Gene family evolution and homology: genomics meets phylogenetics. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, v. 1, p. 41-73, 2000.

WÄGELE, J. W. *Foundations of phylogenetic systematics*. München: Pfeil, 2005.

WAGNER, W. H. The construction of a classification. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON SYSTEMATIC BIOLOGY, 1967, Washington. *Proceedings...* Washington: National Academy of Sciences, 1969. p. 67-103.

WICKER, T. et al. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nature Reviews: genetics*, v. 8, n. 12, p. 973-982, Dec. 2007.

WILKINS, J. *An essay towards a real character, and a philosophical language*. London: S. Gellibrand, 1668.

WOOD, B.; CONSTANTINO, P. Human origins: life at the top of the tree. In: CRAFT, J.; DONOGHUE, M. J. (Ed.). *Assembling the tree of life*. Oxford: Oxford University Press, 2004. p. 517-535.

XUE, C. et al. Classification of real and pseudomicroRNA precursors using local structure-sequence features and support vector machine. *BMC Bioinformatics*, v. 6, p. 310-317, Dec. 2005.

YAN, L. et al. The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, v. 303, n. 5664, p. 1640-1644, Mar. 2004.

ZUMAJO-CARDONA C.; PABÓN-MORA, N. Evolution of the *APETALA2* gene family in seed plants. *Molecular Biology and Evolution*, v. 33, p. 1818-1832, 2016. DOI: 10.1093/molbev/msw059.

ZUMAJO-CARDONA C.; AMBROSE, B.A.; PABÓN-MORA, N. 2017. Evolution of the *SPATULA/ALCATRAZ* gene lineage and expression analyses in the basal eudicot

Bocconia frutescens L. (Papaveraceae). *Evo Devo*, v. 8, p. 5 DOI 10.1186/s13227-017-0068-8.

LA CONTINGENCIA DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA: SUPERANDO LA DICOTOMÍA ENTRE PENSAMIENTO TIPOLOGICO Y POBLACIONAL

Maximiliano Martínez & Eugenio Andrade*

1 Introducción

Diversos autores han reconocido la existencia de una dicotomía entre el pensamiento poblacional y el pensamiento tipológico, principalmente Ernst Mayr y Elliott Sober. El primero, uno de los arquitectos de la nueva síntesis introdujo la frase ‘pensamiento poblacional’ en los cincuentas, para referirse al novedoso y original aporte que hace al conocimiento la teoría de la evolución por selección natural de Darwin. Usualmente se ha asociado al pensamiento poblacional con la corriente anglosajona, y al tipologismo con la corriente continental.¹ Así mismo, en las últimas décadas, con el auge de la biología del desarrollo y de sistemas complejos, el pensamiento tipológico se ha vinculado con estas disciplinas, mientras que el pensamiento poblacional mantiene sus lazos con la genética de poblaciones y la ecología, principalmente. Podríamos decir que esta forma polarizada de ver la relación entre entidades biológicas, tipos, clases y poblaciones de individuos, es una premisa epistemológica fuertemente arraigada hoy en día. Sin embargo, dado que el proyecto Evo-Devo propone una síntesis teórica y una continuidad empírica entre Evolución y Desarrollo, la dicotomía tipo/población tiende a ser revisada, reconceptualizada y reformulada. Los nuevos descubrimientos y avances teóricos en

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto E.

¹ De hecho, los biólogos anglosajones de mediados del siglo XX consideraban el trabajo de sus colegas europeos ‘demasiado filosófico’ (HULL, 2008). Sin embargo, un contraste similar se observa en la Inglaterra de los años inmediatamente posteriores a la publicación del *Origen*, en la controversia entre Darwin y Owen. Este último, ‘víctima’ del pensamiento tipológico concebía que todas las especies animales eran variedades de una ‘forma ideal’, diseñada por el creador (cf. WUKETITS, 2005, p. 63).

diversas disciplinas muestran la necesidad de repensar esta tajante división conceptual, en pos de una mejor comprensión de la relación entre evolución y desarrollo.² Nuestro texto va en esa dirección.

A continuación expondremos brevemente en qué consiste la separación clásica entre pensamiento poblacional y pensamiento tipológico que defienden Mayr y Sober, señalando sus puntos centrales. Luego nos concentraremos en nuestra propia propuesta. La sección final la reservamos para enumerar algunas conclusiones.

2 La separación clásica entre pensamiento tipológico y poblacional

Una de las ideas fuertemente arraigada en la biología contemporánea, formulada por autores como Mayr o Sober, es que Darwin postuló un nuevo marco de explicación y de investigación al introducir el enfoque poblacional en biología. Este tipo de aproximación al fenómeno biológico está soportado en una visión variacional y estadística, más acorde con la naturaleza del mundo viviente, y en desmedro del enfoque tipológico más tradicional (platónico/esencialista). De acuerdo a esta idea, las explicaciones biológicas predarwinianas, de corte tipológico esencialista, serían inadecuadas para explicar los hechos que le interesan a la biología evolutiva: la variación y sus frecuencias de ocurrencia en una población. Por esta razón, con Darwin se inicia una nueva manera de hacer investigación, orientada a responder un novedoso conjunto de preguntas en plena consonancia con la realidad biológica, preguntas que estaban ausentes antes de la formulación de la teoría de la evolución por selección natural. En suma, “Darwin reemplazó el pensamiento tipológico por el pensamiento poblacional” (MAYR, 2006, p. 326).

¿Sobre qué bases está construida la dicotomía? Veamos los siguientes pasajes de Mayr, usualmente citados en la literatura que trata este tema:

It was Darwin's genius to see that this uniqueness of each individual is not limited to the human species but is equally true for every sexually reproducing species of animal and plant. Indeed, the discovery of the importance of the individual became the cornerstone of Darwin's theory of natural selection. It eventually resulted in the replacement of essentialism by population thinking, which emphasized the uniqueness of the individual and the critical role of individuality in evolution [...] And variation, which had been

² Otro de los tópicos fundamentales que una aproximación pluralista propone reconsiderar es la popular dicotomía entre causas próximas (desarrollo) y causas últimas (evolución). Esta dicotomía, según diversos autores, debe ser revisada o reemplazada por un modelo causal integracionista, el cual represente de forma más fiel la co-determinación e interrelación que existe entre los factores filogenéticos y ontogenéticos en la evolución y desarrollo de la forma orgánica (AMUNDSON, 2005; LAUBICHLER; MAIENSCHNEIN, 2007; MÜLLER, 2007; BRIGANDT, 2007; PLUTYNSKI, 2008, RASSKIN-GUTMAN, 2008) Concordamos en que un nuevo modelo causal no dicotómico es requerido para la EvoDevo.

irrelevant and accidental for the essentialist, now became one of the crucial phenomena of living nature (MAYR, 1991, p. 42).

Typological thinking no doubt had its roots in the earliest efforts of primitive man to classify the bewildering diversity of nature into categories. The *eidos* of Plato is the formal codification of this form of thinking [...] Since there is no gradation between types, gradual evolution is a logical impossibility for the typologist. Evolution, if it occurs, has to proceed in steps or jumps. The assumptions of population thinking are diametrically opposed to those of the typologist. The populationist stresses the uniqueness of everything in the organic world. What is true for the human species — that no two individuals are alike — is equally true for all other species of animals and plants. Indeed, even the same individual changes continuously throughout its lifetime and when placed into different environments. All organisms and organic phenomena are composed of unique features and can be described collectively only in statistical terms. Individuals, or any kind of organic entities, form populations of which we can determine the arithmetic mean and the statistics of variation. Averages are merely statistical abstractions, only the individuals of which populations are made have reality. The ultimate conclusions of the population thinker and of the typologist are precisely the opposite. For the typologist the type (*eidos*) is real and the variation an illusion, while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different (MAYR, 2006, p. 326-27).

Los pasajes citados reflejan de forma adecuada y concisa las concepciones que están detrás de la tajante división entre 'tipo' y 'población'. De allí podríamos extraer que:

- a) el gran logro de Darwin (asociado al descubrimiento de la selección natural) fue reemplazar el pensamiento esencialista por el pensamiento poblacional;
- b) hay una relación directa (de identidad) entre tipo y *eidos* platónico (arquetipos universales, eternos e inmutables);
- c) tanto el enfoque poblacional como el tipológico tienen un componente ontológico: se concentran en la determinación de la realidad de las entidades que habitan el mundo. Para el pensador poblacional darwiniano los tipos no son reales, sólo los individuos disímiles y las poblaciones que éstos componen (no hay dos individuos idénticos en el mundo). Por el contrario, para el tipologista los tipos son reales, la variación no.

De lo anterior se puede concluir que una biología sustentada en una aproximación tipológica es errada, pues fundamenta sus bases teóricas y su metodología empírica en

entidades inexistentes: los tipos universales. Luego, la biología en general (y no sólo la biología evolutiva) debe hacer una aproximación de corte poblacional, pues es allí en donde se atiende la individualidad y su compleja fenomenología. De acuerdo con Mayr, es por esta razón que gracias a Darwin se supera el erróneo 'pensamiento tipológico', para dar paso al pensamiento poblacional.³ El establecimiento del darwinismo como modo y parámetro de hacer biología (y filosofía) evolutiva permite erradicar las equivocadas ideas predarwinianas, basadas en la noción de arquetipos platónicos esenciales -o planes corporales.⁴

Por su parte, siguiendo en lo fundamental a Mayr (aunque con ciertas divergencias), Sober reformula la distinción tipo/población, ligando el primero (el pensamiento tipológico) a la tradición aristotélica y su modelo de 'estado natural' y fuerzas de interferencia, mientras que el segundo (el pensamiento poblacional) es una aplicación del pensamiento estadístico y de probabilidades (SOBER, 2006). Dice Sober:

The essentialist hoped to penetrate the veil of variability found within species by discovering some natural tendency which each individual in the species possesses. This natural tendency was to be a dispositional property which would be manifest, were interfering forces not at work. Heterogeneity is thus the result of a departure from natural state. But, with the development of evolutionary theory, it turned out that no such property was available to the essentialist's causal hypothesis about the origins of variability [...] At the same time that evolutionary theory undermined the essentialist's model of variability, it also removed the need for discovering species essences. Characteristics of populations do not have to be defined in terms of characteristics of organisms for population concept to be coherent and fruitful. Population biology attempts to formulate generalizations about kinds of populations. [...]. Essentialism lost its grip, when populations came to be thought of as real (SOBER, 2006, p. 353-4).

La similitud entre lo que exponen Sober y Mayr es evidente, sobre todo en la adjudicación de realidad a las poblaciones (y la negación de esta a los tipos esenciales) que, se supone, hace la teoría darwiniana. Pero la formulación directa de la relación de identidad entre pensamiento poblacional y análisis estadístico es hecha por Sober en su influyente *The nature of selection* (1993). Examinando cuáles son los alcances de la revolución darwiniana, Sober afirma enfáticamente que ella consiste precisamente en cambiar el foco de las

³ Mayr es quien más ha insistido y recalcado la superioridad de la aproximación poblacional darwiniana sobre la aproximación tipológica en biología: "For many years I have extolled Darwin's introduction of population thinking into biology. Its importance cannot be questioned (1989, p. 208).

⁴ Es evidente la relación entre tipos, pensamiento tipológico y esencias platónicas, que hacen la mayoría de los defensores del pensamiento poblacional. Afirma Wuketits (2005, p. 68): "For Plato and his successors the variety of natural objects is constrained, so to speak, by a limited number of types, each one forming a class separated from other such classes. Actually, variety is an illusion, only the types are real. Thus, evolution is not possible at all". 'Tipo' se refiere, en este contexto, a 'idea', en sentido platónico.

preguntas respecto a los rasgos de los organismos. Para este autor, es un error pensar que la revolución darwiniana consiste en dar una respuesta naturalista al argumento teológico de Paley (1836) a favor de un origen divino de las adaptaciones. Según Sober, lo novedoso de la teoría de la evolución darwiniana y su mecanismo de selección natural es su carácter estrictamente poblacional: la selección natural explicaría la persistencia, difusión y porcentaje particular de los individuos y sus rasgos en una población, no su origen (SOBER, 1993; cf. MARTÍNEZ, 2007). Este es el carácter estadístico de la evolución. Vale la pena señalar la coincidencia con Peirce al respecto:

The Darwinian controversy is, in large part, a question of logic. Mr. Darwin proposed to apply the statistical method to biology. The same thing has been done in a widely different branch of science, the theory of gases. Though unable to say what the movements of any particular molecule of gas would be on a certain hypothesis regarding the constitution of this class of bodies, Clausius and Maxwell were yet able, eight years before the publication of Darwin's immortal work, by the application of the doctrine of probabilities, to predict that in the long run such and such a proportion of the molecules would, under given circumstances, acquire such and such velocities; that there would take place, every second, such and such a relative number of collisions, etc.; and from these propositions were able to deduce certain properties of gases, especially in regard to their heat-relations. In like manner, Darwin, *while unable to say what the operation of variation and natural selection in any individual case will be*, demonstrates that in the long run they will, or would, adapt animals to their circumstances. Whether or not existing animal forms are due to such action, or what position the theory ought to take, forms the subject of a discussion in which questions of fact and questions of logic are curiously interlaced (PEIRCE, 1877, p. 2-3. Énfasis añadido).

La concepción subyacente a las afirmaciones de Sober y Peirce es que la frecuencia y distribución de los rasgos de una población puede ser explicada por la selección natural, pero esta no puede explicar la aparición misma de esos rasgos. En otras palabras, para Sober y Peirce no es que Darwin esté proponiendo una respuesta naturalista a la pregunta de Paley (es decir, la pregunta por la creación y origen de los rasgos adaptados); lo que hace Darwin es promover una nueva concepción acerca del tipo de preguntas que deben ser respondidas con relación a la diversidad, preguntas acerca de la persistencia y frecuencia estadística de rasgos particulares y de los individuos que los portan en una población. Lo curioso es que en esa época no se habían definido los genes y por tanto no existían unidades en torno a las cuales hacer las inferencias estadísticas.⁵

Nótese que tanto las ideas de Mayr como de Sober coinciden con la definición clásica de evolución sostenida en la genética de poblaciones: cambios en la frecuencia de rasgos

⁵ Es importante mencionar que la lectura que hace Sober de Darwin, con respecto a que éste no intentaba dar una respuesta a Paley, va en contra del consenso referido por Ospovat (1981). De acuerdo al consenso de los biógrafos de Darwin (OSPOVAT, 1981, cf. ARIEW, 2008), una de las principales motivaciones de Darwin en el *Origen de las especies* (1859) era demostrar la falsedad de la teología natural de Paley (ver también SCHWEBER, 1977; GOULD, 1999, 2002).

(y genes que los producen) en una población.⁶

Podríamos resumir la posición de Mayr y Sober diciendo que, para ellos, el gran logro de Darwin es erradicar el pensamiento tipológico de la biología evolutiva, el cual trata de esencias inexistentes; imponiendo un modo más acertado de entender la realidad biológica, consistente en poblaciones compuestas de individuos no similares (diversidad). Por esta razón, el pensamiento poblacional, la nueva forma de hacer biología evolutiva debe ser estadística: son los porcentajes de distribución de las variantes de individuos y rasgos en la población lo que estudia la evolución. Son los cambios en las frecuencias de genes y rasgos en una población como se define evolución, los cuales son causados principalmente por la selección natural (y en una menor medida, por otros factores tales como deriva génica, migración o eventos estocásticos). Un enfoque tipológico, en un mundo tan variable y en permanente cambio, no puede más que ser equivocado. En palabras de Wuketits:

Darwin's theory [...] meant no less than a shift from a *static* (essentialist) to *dynamic* thinking. This might be regarded as the very meaning of what has been frequently called 'Darwinian Revolution', for Darwin showed that what is *real* in nature is not the 'type', 'but 'variation' (WUKETITS, 2005, p. 57).

3 El carácter histórico de los tipos

Habiendo examinado en líneas generales en qué consiste el contraste popular entre pensamiento poblacional y tipológico, nos concentramos ahora en nuestra propuesta de cómo entender la relación entre tipo y población. Más que una separación dicotómica y de oposición, sugerimos una aproximación integracionista e historicista, alejada de la concepción ontológica defendida por Mayr, y de la identidad entre pensamiento poblacional y pensamiento estadístico que hace Sober. Esto en concordancia no sólo con las ideas mismas de Darwin, sus contemporáneos y sus predecesores, también con los descubrimientos y desarrollos recientes en diversas áreas de la biología. Cómo se verá al final, aunque en su momento la distinción pudo ser útil para ciertos propósitos, hoy en día muchos de sus supuestos resultan anacrónicos y ameritan una exhaustiva revisión.

⁶ En un interesante análisis, Ariew (2008) afirma que Darwin estaba muy lejos de sostener una visión poblacional y estadística como la de Mayr y Sober. Esta última sería una aproximación más bien neodarwiniana. De acuerdo a Ariew, la revolución darwiniana consistiría (a diferencia de lo que piensa Sober) en que la aproximación poblacional (la genuinamente darwiniana) permite ver cómo fenómenos que se dan a nivel de poblaciones (lucha por la existencia entre especies, grupos e individuos) pueden tener efecto causal directo en la producción misma de las formas biológicas (2008, p. 80-8). Un detallado desarrollo de este último punto es hecho por Martínez (2007) y Martínez & Moya (2009). Para Ariew, más que estadística y porcentajes presentes en el pensamiento poblacional de Darwin (lo cual documenta Ariew de forma exegética y en un contexto histórico), es la idea de la ley de Malthus acerca del crecimiento exponencial de la población vs. la limitación de recursos, lo que hace de Darwin un pensador poblacional. El sesgo estadístico de la aproximación poblacional es, de acuerdo a Ariew, una característica principalmente neodarwiniana, pero no sostenida por el mismo Darwin.

3.1 Las concepciones de *tipo* y *cambio* en Lamarck y Darwin

El concepto de tipo es sin duda un heredero de la tradición platónica de las esencias inmutables, el cual nos presenta a las formas existentes como modificaciones o alejamiento de las formas ideales -o arquetipos universales. Si bien es cierto que este modo de pensar hizo posible la taxonomía lineana, el carácter esencialista de las especies fue cuestionado por Lamarck y posteriormente por Darwin. Sin embargo, lo interesante es que tanto Lamarck como Darwin trataron de salvar el concepto de tipo mediante la distinción entre características primarias (estructurales) y secundarias (adaptativas). Las características primarias, según Lamarck (1986, p. 90-91), obedecían a un plan de la naturaleza o estructura fundamental que puede ser modificada en una progresión de complejidad ascendente, mientras que las secundarias serían susceptibles de modificación por influencia de las condiciones de vida impuestas sobre los organismos mediante cambios de hábitos, etc. Para Lamarck (así como para E. G. Saint Hilaire) la transformación es posible porque en últimas no sería sino una modificación secundaria que deja intacto el tipo original, el cual se genera de acuerdo a una determinación impuesta por las leyes físicas en un proceso autogenerativo, similar a lo que hoy conocemos como autoorganización.

Por otro parte, para Darwin la relación entre características secundarias y primarias era más compleja, puesto que en ausencia de un plan de la naturaleza que orienta las variaciones hacia aumentos de complejidad, era imperativo incluir un criterio de selección que retuviera las variaciones secundarias por su mayor adecuación a condiciones puramente locales o contingentes del medio ambiente. A diferencia de Lamarck, Darwin sostuvo que las modificaciones secundarias producidas por el hábito podían llegar a convertirse paulatinamente en primarias, es decir, parte del *Bauplan* o plan corporal⁷ que había sido retenido en los ancestros por su adaptación al medio. En otras palabras, la visión funcionalista de Darwin no eliminó lo tipológico *per se*, puesto que la modificación secundaria retenida en un ancestro puede incorporarse en el *Bauplan* de un linaje, convirtiéndose para el taxónomo en una propiedad primaria. De esta manera, Darwin diluye la distinción radical entre propiedades primarias y secundarias, y ubica al *Bauplan* en una perspectiva histórica. Von Baer vio al proceso de embriogénesis como la transformación que va de lo más general, o característico del *phylum* (*Bauplan*), hasta lo más específico. A Darwin la observación de Von Baer le sugería la existencia de un proceso evolutivo que va de lo más general o presente en el ancestro común, a lo más

⁷ *Bauplan* es el plan corporal del organismo. De acuerdo a la morfología trascendental de Goethe, todos los animales son variaciones de un mismo arquetipo o plan fundamental. Este plan corporal se construye durante el desarrollo embrionario y en el "estado filotípico" exhibe todas las características definitorias del plan corporal del adulto. Raff define el plan corporal como "un patrón básico de organización anatómica compartido por un grupo de animales, al nivel más alto de distinción, por un *phylum*" (RAFF, 1996, p. 30). Según este autor, el concepto evolutivo de plan corporal (*body plan*) se refiere a los rasgos anatómicos evolutivamente compartidos y modificados de un grupo de animales. Los rasgos compartidos se reconocen como homólogos entre los miembros de dicho grupo.

específico, fundado en el hecho de que evolutivamente se puedan adicionar variaciones al desarrollo. De esta manera, Darwin acabó con la subordinación del individuo al tipo estático, haciendo que la especie dejara de ser una esencia platónica para convertirse en una realidad histórica.⁸

3.2 Darwin, la unidad de tipo y la recapituación de Haeckel

Darwin explicó la unidad de tipo por la existencia de un ancestro común. Es decir, no eliminó el pensamiento tipológico, sino que lo colocó en una perspectiva histórica.⁹ Dice Darwin:

By the unity of type is meant that fundamental agreement in structure, which we see in organisms of the same class, and which is quite independent of their habits. On my theory the unity of type is explained by the unity of descent (DARWIN, 1859, p. 179).

Este es sin duda uno de los aspectos centrales de la revolución darwiniana. En este sentido recogemos las tesis de Richards (1998), quien señaló la importancia que el pensamiento derivado de la filosofía germana tuvo en Darwin y a la cual se acercó por su interés de explicar el desarrollo embriológico. Darwin fue un estudioso de la obra de von Baer y reconoció, en su interpretación de las leyes del desarrollo, que en los estadios tempranos de la ontogenia se da la construcción del plan corporal propio del *phyla*, a partir del cual se diferencian las ontogenias de cada una de las clases pertenecientes a un *phylum* definido. Pero a diferencia del propio von Baer y de Owen, esta estructura era para Darwin una reminiscencia de un ancestro común que debió existir alguna vez en vida libre y fue retenido por su adaptación a las condiciones locales de existencia en que se desempeñó. Pero no bastaba con identificar en el embrión la forma ancestral correspondiente al *Bauplan* (y que para efectos de esta discusión identificamos con el ‘estado filotípico’)¹⁰, sino que para poder hacer depender la variabilidad evolutiva de mínimas variaciones secundarias había que aceptar el principio de recapitulación que para Haeckel adquiriría carácter de ley con posterioridad. La distinción entre propiedades primarias y secundarias se supera completamente cuando se convierte en la distinción

⁸ Respecto al concepto de especie acogemos el concepto biológico de especie CBE de Mayr, aclarando que cualquier variación se da dentro del tipo más general, de manera que en el caso que nuevas variaciones den por ejemplo lugar a una nueva especie, esta comparte a un nivel más general las características del tipo anterior.

⁹ Una idea que puede seguirse de la explicación darwiniana del tipo a partir de ancestro común es la de la existencia de clases naturales en el mundo biológico. En este ámbito, la esencia ya no radica en la posesión de características universales compartida por todos los miembros de una clase, radica en su historia compartida de ancestría — origen — común. Una defensa de la existencia de clases naturales en biología a partir de esencias históricas es hecha por Griffiths (1999) y Okasha (2002); cf. Ereshefsky — en prensa.

¹⁰ El estado filotípico es la mejor referencia objetiva del ‘plan corporal’, puesto “que contiene la más conservativa asociación de elementos constructivos” (RAFF, 1996, p. 210). Ver también Rieppel (2006).

entre etapas tempranas y tardías de la ontogenia. La recapitulación haeckeliana supone la posibilidad de agregar etapas o pasos de mayor diferenciación y a la vez una actividad compresora, que hace que los caracteres en la descendencia aparezcan en una etapa anterior a la que aparecieron por primera vez en el ancestro. De esta manera, la adición de etapas no implica un alargamiento excesivo de las ontogenias y trae como consecuencia que se diluya la distinción entre caracteres primarios y secundarios. De acuerdo con la recapitulación, las formas ancestrales de vida en sus etapas juveniles determinaron tendencias evolutivas por medio de cambios de hábito y comportamiento ante las exigencias del medio ambiente, y a medida que algunas de estas modificaciones fueron apareciendo en estadios de desarrollo más tempranos se convirtieron en parte del plan corporal de las especies descendientes. Es decir que el *Bauplan* no sólo obedece a leyes físicas, sino que es histórico y contingente:

By birth the successive modifications of structure being added to the germ, at a time (as even in childhood) when the organization is pliable, such modifications become as much fixed, as if added to old individuals, during thousands of centuries, — each of us then is as old as the oldest animal, have passed through as many changes as has every species. (DARWIN, 1838, p. 84).

Posteriormente Darwin, en el *Origen*, reafirma la idea de que el embrión refleja la condición arquetípica del *phylum*, a partir de la cual las distintas especies divergen en el desarrollo. Según Darwin, esta era una corroboración del hecho de la descendencia con modificación a partir de ancestros comunes:

Agassiz insists that ancient animals resemble to a certain extent the embryos of recent animals of the same classes; or that the geological succession of extinct forms is in some degree parallel to the embryological development of recent forms. ... Yet I fully expect to see it hereafter confirmed, at least in regard to subordinate groups, which have branched off from each other within comparatively recent times. For this doctrine of Agassiz accords well with the theory of natural selection. In a future chapter I shall attempt to show that the adult differs from its embryo, owing to variations supervening at a not early age, and being inherited at a corresponding age. This process, whilst it leaves the embryo almost unaltered, continually adds, in the course of successive generations, more and more difference to the adult. Thus the embryo comes to be left as a sort of picture, preserved by nature, of the ancient and less modified condition of each animal (DARWIN, 1997, p. 283-284).

Veamos la aplicación de estas ideas al origen de los vertebrados. Se presume que los vertebrados se originaron a partir de los urocordados (Urochordata) o tunicados (Tunicata) marinos. Estos presentan en su estado larval una estructura ósea primitiva denominada

notocordio, que se absorbe en el estado adulto cuando el organismo adopta el estado sesil que bombea agua para coleccionar el alimento suspendido. En los tunicados el notocordio aparece en la larva e inerva la cola que constituye las dos terceras partes de estructura, a la vez que insinuan una diferenciación de órganos internos. A partir de éste grupo evolucionaron los céfalocordados (del cual sobrevive el amphioxus) que poseen cabeza y aunque todavía no han desarrollado la estructura ósea de la calavera, tienen forma de gusano con cabeza y cola. Lo interesante es que las formas adultas de los céfalocordados se parecen a las formas larvales de los tunicados Este proceso denominado *paedomorfosis* da lugar a una evolución por neotenia. No hay necesidad de completar el ciclo de vida anterior, puesto que la reproducción se da en una etapa juvenil. Es decir que podemos afirmar con vehemencia que no existía ningún plan de la naturaleza para producir vertebrados, ni siquiera una tendencia que llevara a la aparición del *phylum*, sino que fue algo que se definió en las condiciones contingentes de vida en que la selección natural favoreció a los tunicados variantes que surgieron en las poblaciones que presentaban un adelantamiento en la capacidad de reproducción y por tanto dejaban descendencia antes de concluir el ciclo de vida. Puesto que las formas larvales de tunicados no eran presa fácil de depredadores, como si lo eran las formas sesiles adultas, podemos decir en este caso que, en lugar de plan natural, hubo una situación históricamente contingente que abrió la vía para la evolución de los vertebrados, los cuales no sólo se consolidaron, sino que se diversificaron conservando el mismo tipo o arquitectura fundamental.

3.3 Bauplan y estado filotípico

Así las cosas, el *Bauplan* sería definible como la estructura ancestral cuya formación dependía en mayor grado de fuerzas físicas actuando sobre las células en su proceso de diferenciación en el medio ambiente “estable” del huevo, además de las modificaciones introducidas en la forma adulta de los ancestros y fijadas por acción de la selección natural. El trabajo de Newman y colaboradores refuerza estas ideas de dependencia física de las características básicas de los planes corporales (NEWMAN; COMPER, 1990; NEWMAN, 2003a, p. 221-240; NEWMAN, 2003b, p. 169-174; MÜLLER; NEWMAN, 2003, p. 3-10; NEWMAN et al., 2006).¹¹ En otras palabras, entre más tempranas sean las características más dependen de factores físicos. La emergencia del *Bauplan* se puede

¹¹De acuerdo a estos autores, muchas de las características básicas de la forma orgánica obedecen a propiedades físicas genéricas (no codificadas en el ADN). Mencionan que ciertos atributos físicos de los agregados celulares y de tejidos, tales como difusión, adhesión diferencial, oscilación y proceso conjuntos de reacción-difusión, estuvieron presentes en el origen de los planes corporales, actuando como causas de la forma que adquirieron. Según estos trabajos, tales propiedades generativas persisten de forma fundamental en el desarrollo de todos los seres vivos desde entonces, siendo las causas fundamentales de rasgos como formación de cavidades, de compartimentos, capas múltiples, segmentación, etc. Según los autores mencionados, los agregados celulares ancestrales (hace 700 millones de años), podrían haberse comportado como líquidos, poseyendo elasticidad y exhibiendo propiedades tanto de materia suave y como de medio excitable (excitable media) (NEWMAN, 2003a; NEWMAN; FORGACS; MÜLLER, 2006).

percibir como una convergencia dada por fuerzas físicas, puesto que a partir de diferentes tipos de huevo en las distintas clases de vertebrados y siguiendo diferentes patrones de división, se llega no obstante a una estructura altamente restringida que posee las simetrías y dominios estructurales, como por ejemplo la de todos los invertebrados por un lado y de todos los vertebrados por el otro. Esto es lo que se denomina ‘estado filotípico’. La siguiente figura ilustra este hecho:

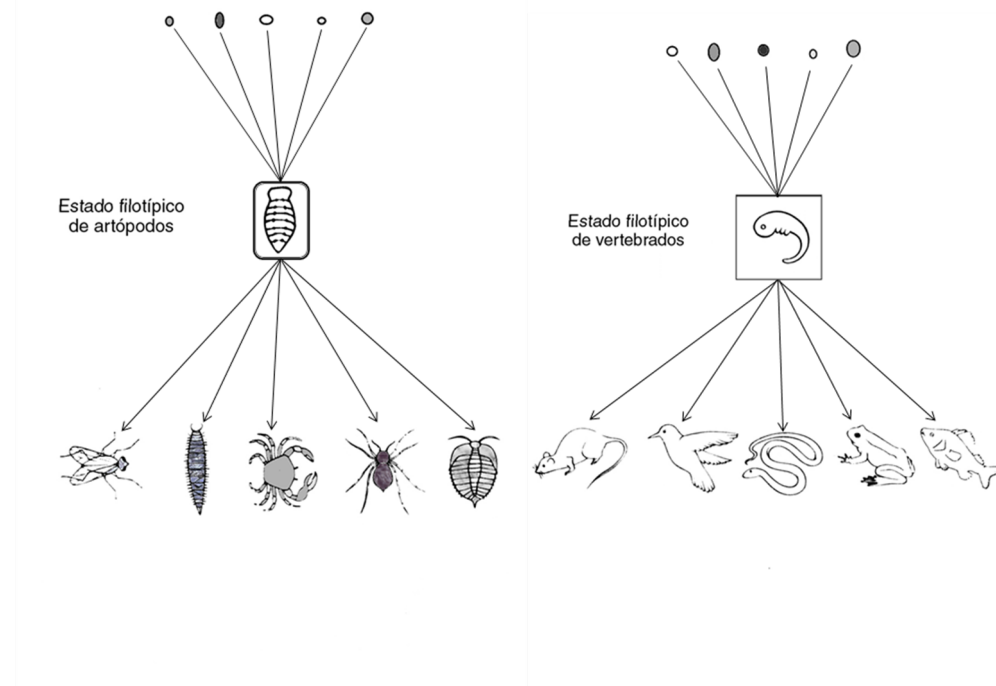


Figura 1: Estado filotípico en cordados (faringula) y en artrópodos (“banda segmentada”) a partir del cual las ontogenias difieren (Tomado de BARBIERI, 2003, p. 198). Se usa el modelo de “Reloj de arena” (hourglass model) (RAFF, 1996) o “Egg-timer” (DUBOULE, 1994). Este modelo representa de manera adecuada la divergencia que se da tanto en las etapas tempranas como tardías del desarrollo, en contraste con la similitud que se da en las etapas intermedias (cf. HALL, 1999). En palabras de Raff: “tanto las etapas tempranas como las tardías, en el desarrollo, evolucionan relativamente libre, en comparación con las etapas intermedias (las cuales se reconocen como ‘filotípicas’)” (1996, p. 210).

3.4 Discontinuidad de las formas en el morfoespacio

La discusión anterior corrobora la intuición lamarckiana de que la organización biológica primaria obedece a procesos físico químicos. La participación de procesos físicos en la definición de patrones de organización también podemos verla ejemplificada en el trabajo de D’Arcy Thompson (1942).¹²

Cell and tissues, shell and bone, leaf and flower, are so many portions of matter, and it is in obedience to the laws of physics that their particles have been moved, molded and conformed. ... Their problems of form are in

¹²Estas ideas fueron desarrolladas posteriormente por teóricos de la auto-organización como Goodwin (1994) y Kauffman (1993, 1995).

the first instance mathematical problems, and their problems of growth are essentially physical problems, and the morphologist is, *ipso facto*, a student of physical science (THOMPSON, 1942, p. 7-8).

Pero a diferencia de Lamarck, donde las fuerzas físicas actúan en consonancia con el plan de la naturaleza y por tanto de un modo determinista, hoy en día podemos decir que en condiciones de alejamientos de equilibrio termodinámico la autoorganización produce más de un patrón estructural.

Esta idea, originada en Maxwell (1879), fue formalizada por Prigogine et al. (1984). De modo similar, la idea aparece en Wright (cf. DOBZHANSKY, 1951, p. 10) para ser retomada por Kauffman (1993), en el sentido que las formas existentes se agrupan heterogéneamente en un espacio morfogenético o paisaje adaptativo rugoso, en grupos claramente diferenciados y sin formar ningún continuo isotrópico (el cual supondría desplazamientos graduales en todas las direcciones). En el caso de los paisajes adaptativos de Wright y Kauffman, la distribución aleatoria de los picos adaptativos obedece a factores estructurales derivados de la conectividad génica (figura 2), mostrando que de hecho hay una restricción estructural que impide que ciertas configuraciones se presenten porque pierden la coherencia interna exigida por Whyte (1965):

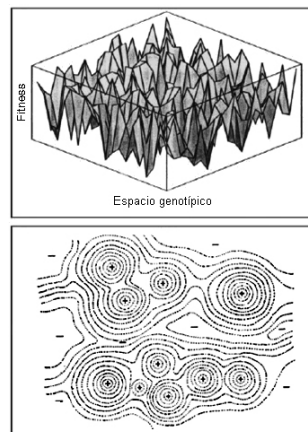


Figura 2: Arriba, paisaje adaptativo con múltiples picos tal como ha sido previsto por Kauffman (1993, p. 33-67). Abajo, paisaje adaptativo propuesto por Wright y tomado de Dobzhansky (1951, p. 10).

Las gráficas del experimento mental de Alberch (1982) acerca de los constreñimientos del desarrollo puede interpretarse como una ilustración de este punto:

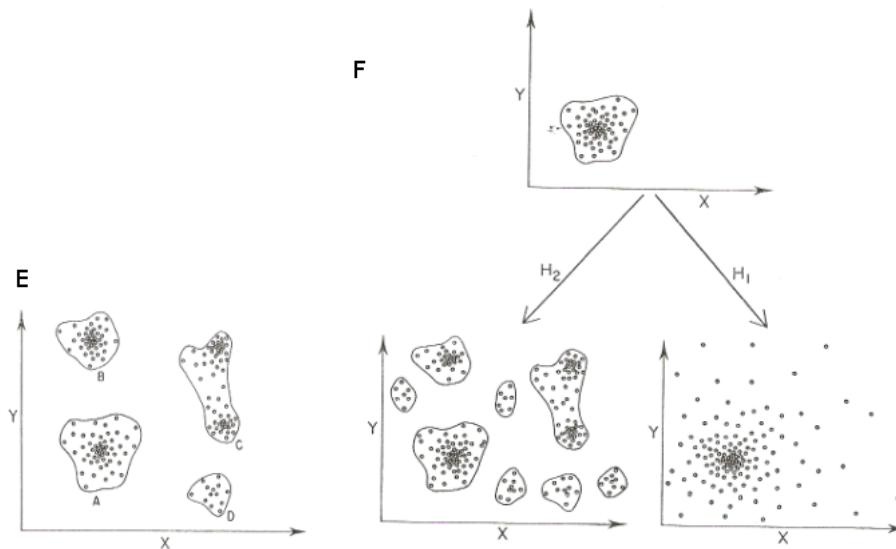


Figura 3: E es una hipotética representación bidimensional del morfoespacio y la distribución actual y discreta de los morfotipos. F ilustra dos hechos que podrían ocurrir si tomásemos únicamente al conjunto original A como punto de partida y se suprimiese hipotéticamente la selección natural en la evolución del morfoespacio. En H1, el morfoespacio se iría poblando paulatinamente de manera uniforme; en H2, la distribución de los morfotipos permanece prácticamente invariada. Tomado de Alberch (1982).

De las dos opciones que muestra la gráfica de Alberch, en realidad tiene lugar la primera, H2, dado el carácter discontinuo de los espacios de formas donde no hay transiciones graduales entre ellas, sino reconfiguraciones debidas a factores tanto internos como externos. La corriente más popular del Neo-darwinismo asume que pueden haber desplazamientos graduales en todas las direcciones en el espacio de secuencias (representados en la figura 3, H1) (cf. ENDLER, 1986; RAFF, 1996; ARTHUR, 2000; ANDRADE, 2007; NIJHOUT, 2007),¹³ aunque las formas fenotípicas quedan atrapadas en los picos adaptativos, no necesariamente contiguos. Es decir a muchos genotipos corresponde un fenotipo, dada la gran cantidad de variación neutra posible. Por esta razón, mientras la variación en el espacio genotípico es teóricamente continua, la variación fenotípica suele ser discreta o discontinua, puesto que entre una y otra no se interpone únicamente una modificación en secuencia, sino un nivel de estabilidad termodinámica. El estudio de Schuster (1997, 2001) sobre la relación entre secuencias y formas en los RNA muestran una discontinuidad de las formas plegadas mientras que el espacio de secuencias es continuo. La selección natural retiene las formas funcionales que caen dentro de ciertos umbrales de estabilidad termodinámica y corresponderían a tipos contingentes. El modelo más simple para estudiar la relación genotipo-fenotipo es el del plegamiento del ARN, puesto que esta molécula de ARN tiene simultáneamente genotipo (secuencia replicable) y fenotipo (forma seleccionable). Inicialmente se pensaba que las relaciones entre el

¹³Es importante mencionar que autores centrales para la teoría neodarwiniana como Dobzhansky (1974), Jacob (1977) o Endler (1984), estaban lejos de sostener la premisa de variación isotrópica (cf. MARTÍNEZ; MOYA, 2009). Esta idea de variación ilimitada e isotrópica es atribuida usualmente a Mayr y Dawkins (1982).

espacio de secuencias posibles y el espacio de formas eran biyectivas (una secuencia — una estructura). Sin embargo se ha demostrado que en realidad la relación es de “muchas secuencias - una estructura”, debido a restricciones físico químicas impuestas al plegamiento de las macromoléculas (FONTANA; SCHUSTER, 1998a, 1998b). Aunque la mutación genética ocurra de forma aleatoria, las consecuencias fenotípicas dependen del contexto genético en el cual se expresan (STADLER et al., 2001). Las simulaciones sobre procesos de transición entre formas, a medida que se acumulan mutaciones, muestran un patrón de equilibrio puntuado (ver figura 4), es decir, periodos estacionarios seguidos de periodos adaptativos. En los estacionarios hay acumulación de mutaciones neutras sin efecto fenotípico.

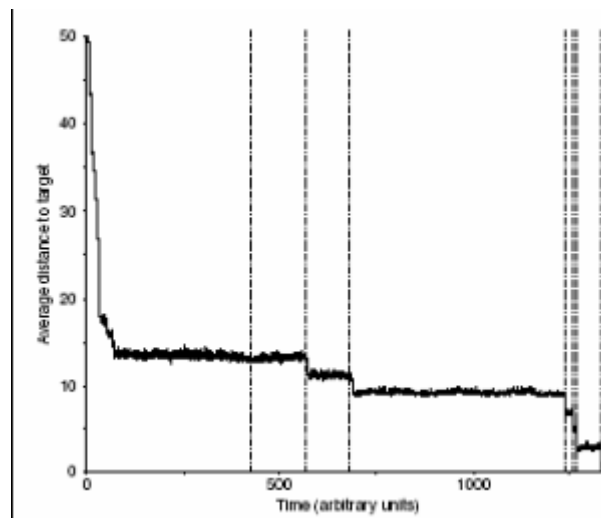


Figura 4: **Trayectorias evolutivas de RNA.** Las simulaciones computarizadas de historias evolutivas de RNA tienen un patrón de equilibrio puntuado. Es decir, periodos estacionarios (que en la gráfica son las mesetas) acompañados de periodos adaptativos (son los periodos en donde la distancia promedio para llegar al m.e.lobjetivo disminuye). El eje Y es la distancia promedio de la población con respecto a la forma diana (target); el eje X es el tiempo (unidades arbitrarias) que la población toma en llegar hasta la forma diana (tomado de: FONTANA, 2002).

3.5 La transición entre tipos y el paisaje epigenético

También podemos decir que la transición de un tipo a otro es evolutivamente posible y se podría entender teniendo en cuenta la imagen del paisaje epigenético de Waddington (1957). En el caso del desarrollo celular, los umbrales se sobrepasan por interacción con sustancias presentes en el medio ambiente. Igualmente, en el caso de las proteínas hay ciertas conformaciones tridimensionales que se hacen más probables por la interacción con co-factores iónicos o la presencia de chaperonas. Pero una vez que se estabiliza una configuración determinada, el camino se profundiza y cada vez se hace menos posible retornar a la configuración anterior. Las ideas de atrincheramiento generativo (WIMSATT, 1986, p. 2007) y de constreñimiento histórico (GOULD, 1989, 2002) refuerzan

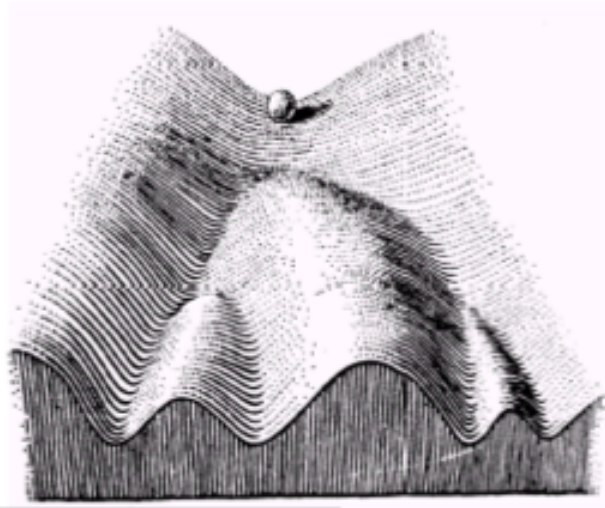


Figura 5: El paisaje epigenético representa una interfase dinámica entre los genes y el medio ambiente, donde se abren unas vías de desarrollo que se van reconfigurando a medida que el proceso transcurre. La bola en la parte superior representa una célula totipotente indiferenciada, y las posiciones en la parte inferior corresponden a las células diferenciadas. Los valles profundos corresponden a caminos de desarrollo estables y las bifurcaciones a puntos de desequilibrio, donde pequeñas perturbaciones provocadas por factores del medio o por mutaciones génicas pueden hacer que el sistema opte por una vía u otra. (Figura modificada de WADDINGTON, 1957).

este punto.¹⁴ Por eso, a nuestro juicio resulta muy ilustrativo que el paisaje epigenético de Waddington (figura 5) muestre un gradiente o tendencia a “descender”, sobrepasando el umbral en puntos de inestabilidad y haciendo que el retorno a la configuración inicial sea imposible. La evolución y la transformación son irreversibles pero nuevas bifurcaciones con sus correspondientes valles y caminos son susceptibles de aparecer. De modo que los tipos contingentes del futuro emergen a partir de las posibilidades plásticas de los tipos del presente, pero siempre corresponden a mayores grados de especificación de los existentes.

Por esta razón los tipos no son universales ni necesarios, la selección estabiliza el tipo dentro de lo que las condiciones físicas lo permiten, al retener las interacciones con el entorno que los estabilizan. La distinción entre primario (auto-organización) y secundario (adaptación contingente) se diluye, eliminando (al igual que hizo Darwin) la noción esencialista de tipo. El paso de un tipo a otro debería ser detectable en el momento de la transición, más aún, cada uno correspondería a una de las formas o fenotipos alternativos que una determinada especie puede adquirir, pero su estabilización en condiciones locales independientes (alopatría), o en el mismo ambiente pero con modos de vida divergentes (simpatría), daría lugar a especies o tipos independientes. El tipo

¹⁴Tanto el concepto de ‘atrinceramiento generativo’ (WIMSATT, 1986, 2007) como el de ‘constreñimiento histórico’ (GOULD, 1989, 2002), capturan el hecho de la dependencia de trayectoria (path-dependance). Hay dependencia de trayectoria cuando las condiciones iniciales de un proceso tienen efectos fundamentales sobre sus resultados finales -lo que en física se conoce como sistemas “no-holonómicos.” Rasskin-Gutman & Esteve-Altava (2008) sostiene algo similar con respecto a los constreñimientos del desarrollo.

real incluye lo primario, generado por autoorganización, más lo adquirido evolutivamente, que se manifiesta en etapas tempranas de la ontogenia, independientemente de las condiciones actuales del medio ambiente. Pero recordemos que estas características primarias alguna vez fueron secundarias, en cuanto correspondían a modificaciones dependientes de las condiciones de vida en los ancestros. Ejemplos de esta transición han sido descritos por Kirschner y Gerhardt (2005, p. 96-108) a nivel molecular, tomando como ejemplo el caso de la evolución de las globinas. En su forma ancestral la globina oscilaba entre dos configuraciones estructurales, alfa y beta, que se expresaban en medio ambientes celulares diferentes. Posteriormente, a causa de una duplicación génica, estas se estabilizaron dando lugar a dos genes claramente distinguibles, con grados de especificidad estructural y funcional diferentes. Éste análisis es enteramente congruente con el presentado por Balbin y Andrade (2004) sobre la estabilidad estructural de las proteínas en valles de estabilidad termodinámica, dependientes no solo de la secuencia sino de la presencia de co-factores del medio. Las transiciones entre formas fenotípicas alternativas supone que la barrera o umbral de estabilidad de Waddington se sobrepasa, fenómeno que en el caso de moléculas como el RNA y las proteínas que presentan procesos de plegamiento (equiparables a ontogenia), se miden con parámetros de estabilidad termodinámica y niveles de energía. Para el caso de las especies, la estabilidad estructural es función no solo de su constitución genética sino de las interacciones intra e inter específicas de la exploración de nuevos comportamientos, hábitos, modos de vida, alimentación, uso y desuso, los cuales se intensifican con cambios medio ambientales.

4 Conclusiones

El pensamiento poblacional no acabó con el tipológico. Ambas aproximaciones tienen algo de cierto: existen tipos contingentes y no esencias platónicas, y además las variaciones de los individuos en la población son fundamentales para la evolución. Los individuos de una población varían dentro de un tipo o estado morfológico estable dentro de ciertos umbrales, como resultante de la conjunción de factores históricos, estructurales y funcionales. El triángulo de la morfología construccional de Seilacher (1970) representa la necesidad de tener en cuenta esta pluralidad causal.¹⁵ El tipo estaría definido por un conjunto de constreñimientos de diferente naturaleza y grado, dependiendo de la ubicación de su forma al interior del triángulo y su distancia relativa de los vértices:

En la primera parte de este capítulo vimos que en la dicotomía tradicional entre pensamiento poblacional y tipológico, defendida por Mayr y Sober, la idea de tipo es

¹⁵Triángulo retomado, entre otros, por Gould (1989, 2002). Gould le da el nombre de 'triángulo aptivo.' Sin embargo, nos parece que no hay diferencia esencial entre la propuesta de Seilacher y la de Gould, razón por la cual preferimos acudir al primero (y así evitar la injustificable y difundida idea de que la idea del triángulo es original de Gould. A nuestro modo de ver, este último no le dio el suficiente crédito a Seilacher en el origen y utilidad de la gráfica).

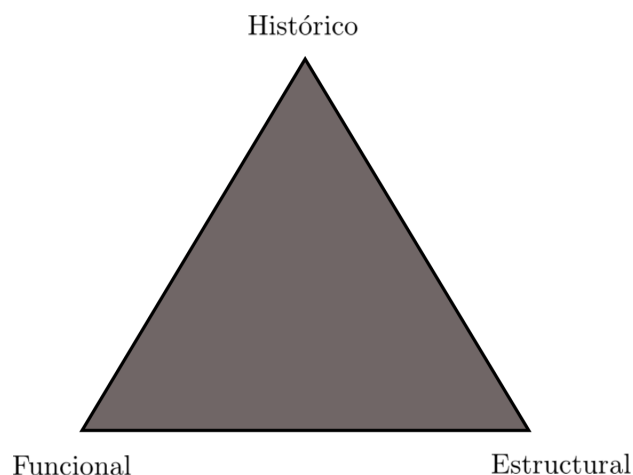


Figura 6: Diagrama triangular original de Seilacher, usado en su trabajo sobre morfología construccional. Este triángulo representa en cada vértice las causas básicas de la forma: funcionales (adaptaciones inmediatas a circunstancias del entorno), históricas (heredadas por homología, cualquiera sea su base de origen ancestral), estructurales (emergen como consecuencias físicas de otras características, o directamente de las fuerzas físicas actuando sobre materiales biológicos). La importancia causal de cada uno de los factores (funcionales, históricos o arquitectónicos) en la construcción de cualquier forma biológica puede discriminarse de acuerdo con la posición al interior del triángulo que venga a ocupar. Modificado de Seilacher (1970, p. 394).

usualmente asociada a la idea de esencia platónica. Así mismo, ellos interpretan a Darwin como el principal promotor del pensamiento estadístico y estrictamente variacional de la evolución. Por el contrario, nosotros mostramos cómo es posible acudir a una noción de tipo que no conlleve una carga esencialista: el tipo es definido históricamente (y, por ende, de manera contingente). Esto en plena concordancia con la misma concepción de Darwin acerca del origen compartido por ancestro común de las diversas formas biológicas. Para Darwin, ésta última es la causa de su similitud estructural. En otras palabras, Darwin de ninguna forma abandona la noción de tipo, simplemente la reformula en términos históricos no-esencialistas:

It is generally acknowledged that all organic beings have been formed on two great laws -Unity of Type, and the Conditions of Existence. By unity of type is meant that fundamental agreement in structure, which we see in organic beings of the same class, and which is quite independent of their habits of life. On my theory, unity of type is explained by unity of descent (DARWIN, 1859, p. 179)

Compartimos con Darwin el espíritu pluralista y creemos que para entender de una forma mas adecuada el origen, desarrollo y evolución de la forma orgánica, es necesario hacer una aproximación que involucre factores selectivos, estructurales e históricos, pues una conjunción de estos ha sido la causa de cada una de las formas biológicas que han surgido en nuestro planeta. Nuestro trabajo interdisciplinario ha seguido esta iniciativa.

Referências bibliográficas

ALBERCH, P. Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER, J. T. (Ed.). *Evolution and development*. Berlin: Springer, 1982. p. 313-332.

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

ANDRADE, E. Las interrelaciones entre genotipo, fenotipo y medio ambiente: una aproximación semiótica al debate entre evolución y desarrollo. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 57-97.

ARIEW, A. Population thinking. In: RUSE, M. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 64-86.

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

BALBÍN, A.; ANDRADE, E. Protein folding and evolution are driven by the Maxwell demon activity of proteins. *Acta Biotheoretica*, v. 52, n. 3, p. 173-200, 2004.

BARBIERI, M. *The organic codes: an introduction to semantic biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

BRIGANDT, I. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology and Philosophy*, v. 22, n. 5, p. 709-725, Nov. 2007.

DARWIN, C. Notebook E. In: BARRET, P. et al. (Ed.). *Charles Darwin's notebooks, 1836-1844: geology, transmutation of species, metaphysical enquiries*. Ithaca: Cornell University Press, 1987. p. 418.

DARWIN, C. *On the origin of species: by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859.

DAWKINS, R. *The extended phenotype: the long reach of the gene*. Oxford: Oxford University Press, 1999.

DOBZHANSKY, T. G. Chance and creativity in evolution. In: AYALA, F. J.; DOBZHANSKY, T. G. (Ed.). *Studies in the philosophy of biology: reduction and related problems*. Berkeley: University of California Press, 1974.

DOBZHANSKY, T. G. *Genetics and the origin of species*. 3rd ed. New York: Columbia University Press, 1951.

- DUBOULE, D. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development Supplement*, p. 135-142, 1994.
- ENDLER, J. A. *Natural selection in the wild*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- ERESHEFSKY, M. Natural kinds in biology. In: CRAIG, E. (Ed.). *Routledge encyclopedia of philosophy*. London: Routledge, [200-]. No prelo.
- FONTANA, W. Modelling "evo-devo" with RNA. *Bioessays*, v. 24, n. 12, p. 1164-1177, Dec. 2002.
- FONTANA, W.; SCHUSTER, P. Shaping space: the possible and the attainable in RNA genotype-phenotype mapping. *Journal of theoretical Biology*, v. 194, n. 4, p. 491-515, Oct. 1998a.
- FONTANA, W.; SCHUSTER, P. Continuity in evolution: on the nature of transitions. *Science*, v. 280, n. 5368, p. 1451-1455, May 1998b.
- .GOODWIN, B. *How the leopard changed its spots: the evolution of complexity*. New York: C. Scribner's Sons, 1994.
- GOULD, S. J. A Developmental constraint in cerion, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, v. 43, n. 3, p. 516-539, 1989.
- GOULD, S. J. Darwin and Paley meet the invisible hand. *Natural History*, v. 99, p. 8-16, Oct. 1999.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2002.
- GRIFFITHS, P. Squaring the circle: natural kinds with historical essences. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 209-228.
- HALL, B. K. *Evolutionary developmental biology*. London: Chapman & Hall, 1999.
- HULL, D. The history of the philosophy of biology. In: RUSE, M. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 11-33.
- JACOB, F. Evolution and tinkering. *Science*, v. 196, n. 4295, p. 1161-1166, Jun. 1977.
- KAUFFMAN, S. A. *At home in the universe: the search for laws of self-organization and complexity*. New York: Oxford University Press, 1995.
- KAUFFMAN, S. A. *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. New York: Oxford University Press, 1993.

KIRSCHNER, M. W.; GERHART, J. C. *The plausibility of life: resolving Darwin's dilemma*. New Haven: Yale University Press, 2005.

LAMARCK, J-B. *Filosofía Zoológica*. Barcelona: Alta Fulla, 1986.

LAUBICHLER, M.; MAIENSCHHEIN, J. Embryos, cells, and organisms: reflections on the history of evolutionary developmental biology. In: SANSOM, R.; BRANDON, R. N. (Ed.). *Integrating evolution and development: from theory to practice*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 1-24.

MARTÍNEZ, M. La selección natural y su papel causal en la generación de la forma. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 19-35.

MARTÍNEZ, M.; MOYÁ, A. Selección natural, creatividad y causalidad. *Teorema*, v. 28, n. 2, p. 71-94, 2009.

MAXWELL, J. C. Letter to F: Galton 26 February 1879. In: HARMAN, P. M. (Ed.). *The scientific letters and papers of James Clerk Maxwell*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. p. 761-763. v. 3.

MAYR, E. *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Cambridge: Harvard University Press, 1991.

MAYR, E. *Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Cambridge: Harvard University Press, 1988.

MAYR, E. Typological vs. population thinking. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 2006. p. 325-328.

MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. The forgotten cause in evolutionary theory. In: MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. (Ed.). *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge: MIT Press, 2003. p. 3-10.

MULLER, G. Six memos for Evo-Devo. In: LAUBICHLER, M. D.; MAIENSCHHEIN, J. (Ed.). *From embryology to Evo-Devo: a history of developmental evolution*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 499-524.

NEWMAN, S. From physics to development: the evolution of morphogenetic mechanisms. In: MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. (Ed.). *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge: MIT Press, 2003a. p. 221-240.

NEWMAN, S. Hierarchy. In: HALL, B. K.; OLSON, W. M. (Ed.). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003b. p. 169-174.

NEWMAN, S.; COMPER, W. Generic physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation. *Development*, v. 110, n. 1, p. 1-18, Sept. 1990.

NEWMAN, S.; FORGACS, G.; MÜLLER, G. B. Before programs: the physical origination of multicellular forms. *The International Journal of Developmental Biology*, v. 50, n. 2-3, p. 289-299, 2006.

NIJHOUT, F. Complex traits: genetics, development, and evolution. In: SANSOM, R.; BRANDON, R. N. (Ed.). *Integrating evolution and development: from theory to practice*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 93-112.

OKASHA, S. Darwinian metaphysics: species and the question of essentialism. *Synthese*, v. 131, n. 2, p. 191-213, May 2002.

OSPOVAT, D. The development of Darwin's theory: natural history, natural theology, and natural selection, 1838-1859. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.

PALEY, W. Natural theology: or, evidences of the existence and attributes of the Deity, collected from the appearances of nature. London: Charles Knight, 1836.

PEIRCE, C. S. The fixation of belief. *Popular Science Monthly*, v. 12, p. 1-15, Nov. 1877.

PLUTYNSKI, A. Explaining how and explaining why: developmental and evolutionary explanations of dominance. *Biology and Philosophy*, v. 23, n. 3, p. 363-381, Jun. 2008.

PRIGOGINE, I.; STENGERS, I. *Order out of chaos: man's dialogue with nature*. Toronto: Bantam Books, 1984.

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

RASSKIN-GUTMAN, D. Nuevos horizontes de la biología teórica. *Ludus Vitalis*, v. 16, n. 30, p. 229-232, 2008.

RASSKIN-GUTMAN, D.; ESTEVE-ALTAVA, B. The multiple directions of evolutionary change. *Bioessays*, v. 30, n. 6, p. 521-525, Jun. 2008.

RICHARDS, R. J. *El Significado de la evolución: la construcción morfológica y la reconstrucción ideológica de la teoría de Darwin*. Madrid: Alianza, 1999.

RIEPEL, O. Type in morphology and phylogeny. *Journal of Morphology*, v. 267, n. 5, p. 528-535, Feb. 2006.

SCHUSTER, P. Evolution in silico and in vitro: the RNA model. *Biological Chemistry*, v. 382, n. 9, p. 1301-1314, Sept. 2001.

SCHUSTER, P. Genotypes with phenotypes: adventures in an RNA toy world. *Biophysical Chemistry*, v. 66, n. 2-3, p. 75-110, Jun. 1997.

SCHWEBER, S. S. The origin of the origin revisited. *Journal of the History of Biology*, v. 10, n. 2, p. 229-316, 1977.

SEILACHER, A. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia*, v. 3, n. 4, p. 393-396, 1970.

SOBER, E. Evolution, population thinking, and essentialism. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 2006. p. 329-359.

SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993.

STADLER, B. M. R. et al. The topology of the possible: formal spaces underlying patterns of evolutionary change. *Journal of Theoretical Biology*, v. 213, n. 2, p. 241-274, Nov. 2001.

THOMPSON, D. W. *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press, 1942.

WADDINGTON, C. H. *The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology*. London: Allen & Unwin, 1957.

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

WIMSATT, W. C. Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction. In: BECHTEL, W. (Ed.). *Integrating scientific disciplines*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1986. p. 185-208.

WIMSATT, W. C. *Re-engineering philosophy for limited beings: piecewise approximations to reality*. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

WUKETITS, F. The theory of biological evolution: historical and philosophical aspects. In: WUKETITS, F. M.; ANTWEILER, C. (Eds.). *Handbook of evolution*. Weinheim: Wiley-VCH, 2005. p. 57-85. v. 2.

ADAPTACIONISMO

Claudia Sepúlveda & Diogo Meyer & Charbel Niño El-Hani

1 Introdução

A biologia tem sido marcada, desde o final do século XVIII, por uma disputa entre dois tipos de explicação para a origem e diversificação das formas orgânicas: de um lado, a primazia causal é atribuída à função das estruturas e às necessidades adaptativas dos organismos; de outro, a ênfase recai sobre a influência de fatores causais não-adaptativos, como, por exemplo, o padrão de organização estrutural herdado de linhagens ancestrais, sendo a adaptação considerada, então, um subproduto fortuito da forma. A controvérsia sobre estes dois modos de explicar a origem e diversificação dos seres vivos caracterizou, para historiadores da biologia como Ospovat (1981) e Amundson (1996), o contexto teórico que antecedeu, na Inglaterra, a publicação de *A origem das espécies* por Darwin. Estas duas perspectivas foram denominadas por Ospovat ‘teleológica’ e ‘anti-teleológica’ e por Amundson, ‘adaptacionismo’ e ‘estruturalismo’.

Caponi (2006) apresenta uma interpretação alternativa às visões desses autores para o cenário que antecedeu a publicação de *A origem*. O autor discorda da interpretação de Amundson (1996) e Gould (2002) de que teria existido um adaptacionismo pré-darwinista. Para ele, o funcionalismo dos naturalistas pré-darwinianos, a exemplo de Cuvier, não implica uma abordagem adaptacionista da forma, uma vez que as características morfológicas e comportamentais não eram explicadas em termos dos desafios ambientais aos quais os organismos que as possuem têm de responder, mas em termos das necessidades impostas pelas leis de coexistência (entre as partes num todo funcional) que regem a fisiologia dos organismos. Caponi argumenta que a grande ruptura entre o darwinismo e a biologia precedente esteve centrada na oposição entre a perspectiva fisiológica, que dirigia todo o campo das ciências da vida desde Aristóteles até Cuvier, e

a perspectiva populacional, que emergiu com a explicação darwiniana dos processos evolutivos.

Com base neste argumento, Caponi (2005) propõe que o caminho esclarecedor para entender a história da biologia evolutiva, não reside na dicotomia estruturalismo-funcionalismo, destacada pelos autores acima, ou, de sua parte, na dicotomia destacada por Mayr (p. ex., 1982), entre pensamento tipológico e populacional, e sim na oposição entre visões transformacionais e variacionais. Nas primeiras, a mudança evolutiva é entendida como o resultado de transformações simultâneas em todos e em cada um dos membros individuais de uma espécie (LEVINS; LEWONTIN, 1985; SOBER, 1993; CAPONI, 2005), i.e., a mudança filogenética seria o resultado de mudanças ontogenéticas acumuladas. Nas visões variacionais, por sua vez, a mudança evolutiva resulta de mudanças na proporção de organismos variantes numa população, ao longo de muitas gerações. Organismos bem sucedidos tendem a originar, via reprodução, organismos com muitas das mesmas características variantes que eles apresentam. Assim, enquanto a população muda de geração a geração, a herança desempenha o papel de manter alguma invariância nas características manifestas dos organismos, o que é condição necessária para a seleção cumulativa. Essa tensão entre a mudança no nível populacional e a relativa invariância no nível dos organismos cumpre um papel central nas explicações variacionais.

Nossa visão é de que todas estas oposições podem ter papéis importantes na compreensão do pensamento evolutivo: visões teleológicas vs. anti-teleológicas; estruturalistas vs. funcionalistas; tipológicas vs. populacionais; transformacionais vs. variacionais. Cada uma dessas dicotomias ilumina aspectos importantes do pensamento darwinista e dão relevo a maneiras alternativas de conceber a evolução. No caso particular da oposição entre estruturalismo e funcionalismo, um requisito fundamental na construção atual de uma compreensão da evolução pautada por um pluralismo de processos é a busca de uma síntese entre forma e função. Em vez de defender uma dessas oposições em detrimento das demais — como se de algum modo fosse mais esclarecedora da história do pensamento evolutivo —, consideramos que, a depender do foco de cada estudo, cada uma delas pode ser mobilizada com proveito. No presente trabalho, nosso interesse recairá sobre a tensão entre visões funcionalistas, com as quais o adaptacionismo se alinha, e visões estruturalistas. As dicotomias apontadas acima são todas úteis para entender a história do pensamento evolutivo ou tiveram, em termos históricos, um papel heurístico no desenvolvimento do pensamento darwinista. Mas, embora úteis, é preciso desafiar algumas delas, em vista do poder explicativo que pode advir de uma combinação de visões, em princípio opostas, como a estruturalista e a funcionalista, para a compreensão da origem e diversificação das formas orgânicas.

O desafio de ir além dessa dicotomia já estava colocado para Darwin. Ele propôs uma explicação naturalista e unificada para a origem e diversificação da forma orgânica, capaz de dar conta dos fenômenos priorizados tanto pelas visões funcionalistas como

pelas visões estruturalistas. Sua teoria deveria explicar o ajuste das estruturas orgânicas para a realização de funções coordenadas, de modo adequado às condições de existência particulares dos organismos, assim como a existência de padrões estruturais comuns que unificavam a diversidade das formas orgânicas. Estes últimos foram abordados na segunda parte de *A origem das espécies*, sendo tratados como evidências de que novas espécies surgem de espécies preexistentes, de modo que diferentes espécies partilhariam ancestrais comuns, dos quais teriam divergido no passado. A teoria da descendência comum forneceu, assim, uma explicação teórica para os fenômenos destacados pelos estruturalistas.

De acordo com Gould (2002, pp. 253-254), essa teoria possibilitou a Darwin introduzir uma nova dimensão no debate pré-darwinista entre teólogos naturais e morfologistas: trata-se do eixo da história. A adição da história permitiu que a unidade do tipo não implicasse necessariamente um princípio de ordem contrário à adaptação. As similaridades estruturais entre as espécies podiam ser então explicadas pela retenção de um padrão estrutural na genealogia da diversidade de descendentes. Assim, tornou-se possível argumentar que tais estruturas ancestrais teriam inicialmente surgido por seleção natural, como adaptações às condições orgânicas e inorgânicas da vida em ambientes ancestrais. Desse modo, a seleção natural foi apresentada como uma explicação unificada para ambos os pólos do debate pré-darwiniano. A adequação funcional das características às condições de existência passava a ser interpretada como uma adaptação às condições ambientais do presente, enquanto os padrões estruturais da unidade do tipo eram explicados como produto de adaptações ao ambiente ancestral, as quais foram subsequentemente herdadas pelos descendentes diversificados. Gould (2002), de modo similar a Amundson (1996), conclui que Darwin, a despeito de reconhecer os efeitos das restrições colocadas pela unidade do tipo à ação da seleção natural, colocou-os em segundo plano e optou por construir uma teoria funcionalista baseada na primazia da adaptação, como resultado direto da seleção natural.

Como é do conhecimento de todos, a explicação da mudança evolutiva formulada por Darwin atribuía ao processo de seleção natural grande importância. Para Darwin, a seleção natural explicava dois aspectos do mundo natural. Em primeiro lugar, a origem de novas espécies se dá à medida que uma espécie ancestral gera novas formas, que tendem a se tornar diferentes uma da outra. A diferenciação entre as espécies é favorecida porque, quanto maior a diferença entre elas, maior será a facilidade de elas coexistirem (na medida em que tal divergência resultaria numa redução da competição). Essa ideia recebeu o nome de “princípio de divergência” e desempenhou papel importante na literatura evolutiva e ecológica, até os tempos atuais. Em segundo lugar, as características que surgem e se tornam comuns numa espécie, muitas vezes, incluem aquelas que, de alguma forma, aumentam as chances de sobrevivência e reprodução de seu portador, ao passo que aquelas características que são prejudiciais não persistem. Nas palavras de Darwin:

Também devemos ter em mente como são infinitamente complexas e estreitas as inter-relações entre todos os seres vivos, seja entre si, seja com relação às condições físicas de vida. Portanto, considerando-se que diversas variações úteis para o homem efetivamente ocorreram, acaso seria possível julgar-se improvável que tenham ocorrido outros tipos de variações, úteis para que o ser possa enfrentar melhor a renhida e complexa batalha da vida, durante o curso de milhares de gerações? E se tal fato efetivamente ocorreu, acaso poderíamos duvidar (sem esquecer que nascem muito mais indivíduos do que o número dos que teriam condições de sobreviver) de que os indivíduos dotados de alguma vantagem, mínima que seja, teriam maior probabilidade de sobreviver e reproduzir seu tipo? Por outro lado, podemos estar certos de que qualquer variação que se mostre nociva, por menos que seja, acarretaria inflexivelmente a destruição do indivíduo. É a essa preservação das variações favoráveis e eliminação das variações nocivas que dou o nome de Seleção Natural (DARWIN, 1985, p. 99-100).

A seleção natural seria, portanto, capaz de explicar não só a divergência de espécies a partir de ancestrais, como também ofereceria uma explicação para a relação entre as características e suas funções.

A teoria da seleção natural teve um papel importantíssimo no desafio à visão de mundo vigente na época de Darwin, porque oferecia uma alternativa explícita ao argumento do projeto (*argument from design*). Com a seleção natural, tornou-se possível explicar as características e a diversidade dos seres vivos sem invocar o sobrenatural. Hoje em dia, a seleção natural ocupa um papel importante na biologia evolutiva, uma vez que é um mecanismo que tem o potencial de explicar todas as adaptações conhecidas. Esse papel não foi dado imediatamente à teoria da seleção natural, mas foi, antes, conquistado ao longo de uma série de controvérsias.

A partir da década de 1870, a ideia de evolução por descendência comum se tornou largamente aceita entre os cientistas. O mesmo não se pode dizer da teoria da seleção natural, que enfrentou forte oposição durante os anos que se seguiram à publicação de *A origem das espécies*, só tendo sido adotada de forma mais ampla pela comunidade acadêmica após a síntese evolutiva, ocorrida entre os anos de 1920 a 1940. A ausência de dados experimentais que apoiassem o papel da seleção natural nas mudanças evolutivas; a inexistência de uma explicação para a origem e natureza da variação contínua entre os indivíduos de uma população; e a falta de um mecanismo de herança convincente, entre outros aspectos, contribuíram para a rejeição da seleção natural ao final do século XIX. Assim, por volta de 1900, mecanismos alternativos para explicar as mudanças evolutivas gozavam de prestígio cada vez maior, comprometendo a tal ponto a aceitação da teoria darwinista que o período foi chamado pelo historiador Peter Bowler de 'eclipse do darwinismo' (BOWLER, 1992, 2003; cf. LARGENT, 2009).

No entanto, após a síntese evolutiva, a seleção natural passou a ser aceita universalmente como a influência causal primária na mudança evolutiva e, acima de tudo, como a única explicação para as adaptações. Essa tendência foi tão vigorosa que muitos biólogos evolutivos do século XX dirigiram seu trabalho para a busca de significado funcional e valor adaptativo para uma variedade de características biológicas conspícuas, que até então não haviam sido explicadas convincentemente (AMUNDSON, 1996, p. 11; MAYR, 1988, pp. 129-130). De modo a explicar a existência dessas características, eram propostas histórias adaptativas relativas à ação da seleção natural e inferidas a partir do valor adaptativo das características. Gould e Lewontin (1979) chamaram essa abordagem da biologia evolutiva de ‘programa adaptacionista’.

O programa adaptacionista tem sido duramente criticado desde os anos 1970, em consequência de evidências empíricas e avanços teóricos que expuseram os limites da seleção natural para a explicação da organização estrutural das formas vivas. Mais especificamente, as descobertas acerca do papel do acaso nas mudanças evolutivas (deriva gênica) e a ênfase no papel das restrições históricas (filogenéticas), estruturais e do desenvolvimento sobre a evolução da forma orgânica¹, entre outros fatores, mostraram que, não obstante a grande importância do mecanismo da seleção natural na explicação dos processos evolutivos, é preciso combiná-lo com outros mecanismos para a construção de modelos explicativos mais consistentes. Esta visão pode ser chamada de ‘pluralismo de processos’ (PIGLIUCCI; KAPLAN, 2000; MEYER; EL-HANI, 2000, 2005).

Nas críticas ao programa adaptacionista, questiona-se não somente o poder causal e explicativo atribuído à seleção natural, como também a prioridade dada à adaptação em relação a outros fenômenos biológicos igualmente relacionados à origem e evolução das formas vivas. Na verdade, se considerarmos que a seleção natural constitui hoje a única alternativa válida para a explicação das adaptações (ROSENBERG; MCSHEA, 2008) — e, inclusive, que adaptações podem ser definidas de modo que, analiticamente, devem ser explicadas por seleção (SOBER, 1993) —, o debate sobre a extensão em que as características dos organismos são adaptações é também um debate sobre o domínio de aplicação da explicação seletiva.

Muito do antigo debate entre estruturalistas e funcionalistas do final do século XVIII sobreviveu a Darwin, e mesmo à síntese evolutiva moderna, e continua nas discussões biológicas contemporâneas a respeito da abordagem adaptacionista na biologia evolutiva (AMUNDSON, 1996; GOULD, 2002). Essas controvérsias recaem sobre o papel epistemológico e metodológico do conceito de adaptação. De um lado, propõe-se que

¹ Essas restrições são decorrentes do fato de que os processos de desenvolvimento, a natureza das interações físicas entre as células e a influência de estruturas preexistentes sobre as mudanças que podem vir a ocorrer nos organismos limitam o repertório de formas que podem ser produzidas no mundo vivo, e, juntamente com a variação herdada dos ancestrais, estabelecem a diversidade de organismos variantes sobre os quais a seleção natural pode atuar. Estas restrições constituem processos que enviesam a distribuição das variações nas populações, e, assim, podem influenciar a direção e velocidade do processo evolutivo.

o conceito de adaptação, ao menos *como postulado pelo programa adaptacionista*, não tem nenhuma relevância prática para o trabalho dos biólogos (GODFREY-SMITH, 1999), ou, ainda mais, constitui um mau “conceito organizador” das pesquisas biológicas, ao tornar as teorias darwinistas da evolução não-testáveis, e os biólogos, cegos aos demais fatores evolutivos (LEVINS; LEWONTIN, 1985). De outro lado, reafirma-se o papel heurístico desempenhado por questões adaptacionistas, bem como os avanços empíricos e conceituais que elas proporcionaram na história das ciências biológicas (MAYR, 1988; FUTUYMA, 1992; MEYER; EL-HANI, 2005). Desta última perspectiva, propõe-se que sejam enfrentadas as dificuldades que cercam atualmente o conceito de adaptação, de modo a reafirmá-lo como um conceito útil na organização da pesquisa biológica, sem ignorar a existência e o poder de outras forças causais não-seletivas (ROSE; LAUDER, 1996; STERELNY, 1997).

Neste trabalho, analisamos alguns dos desafios empíricos, teóricos e metodológicos que o adaptacionismo tem enfrentado, desde a crítica anti-adaptacionista de Gould e Lewontin, publicada em 1979, bem como as dificuldades que cercam o conceito darwinista de adaptação. Serão apresentadas propostas de reformulação do conceito de adaptação, assim como propostas de abordagens teórico-metodológicas alternativas ao adaptacionismo para explicar a diversidade das formas vivas, aqui reunidas sob o termo ‘exaptacionismo’, seguindo Andrews e colaboradores (2002). Não podemos adentrar os debates sobre o poder explicativo da seleção natural, contudo, sem deixar claro o papel central e a importância deste mecanismo no cenário evolutivo atual. Essa é, em nossa visão, a melhor maneira de mostrar que os limites hoje colocados ao poder explicativo da seleção não constituem, em absoluto, negação de sua importância. Trata-se, apenas, de delimitar domínios de aplicação de um modelo explicativo, algo que nada tem de estranho em termos da prática científica, podendo ser até mesmo considerada a regra no desenvolvimento e na articulação das teorias científicas.

2 A seleção natural é um mecanismo corroborado

Nos dias de hoje, a seleção natural pode ser considerado um mecanismo microevolutivo altamente corroborado. O apoio ao papel da seleção natural no processo evolutivo vem de várias fontes. Em primeiro lugar, foram desenvolvidas ferramentas analíticas especificamente voltadas para o teste da hipótese de que uma característica foi moldada pela seleção natural. Para que uma característica evolua por seleção natural, é necessário que ela exiba variação na população em foco, que seja herdável e que aumente a aptidão darwiniana (*fitness*) de seu portador. Apesar de cada uma dessas três premissas requerer extenso trabalho experimental para ser testada, muitos estudos feitos em populações naturais documentaram que cada uma dessas condições era satisfeita nas mesmas, o que permitiu explicar a evolução de uma diversidade de características por seleção natural (e.g., GRANT; GRANT, 1995, 2002).

Em segundo lugar, foram realizados estudos empíricos em que populações naturais ou artificiais foram manipuladas, de modo que o pesquisador controlava o regime de seleção e podia comparar o efeito de sua ação com aquele esperado, de acordo com a teoria da seleção natural. Em diversos casos, essa abordagem documentou que as populações naturais mudaram de uma maneira que era explicada, de modo plausível e parcimonioso, pela seleção natural (REZNICK; ENDLER, 1982; REZNICK; BRYGA; ENDLER, 1990; HENDRY; KINNISON, 2001; REZNICK; GHALAMBOR; 2001; ELENA; LENSKI, 2003).

Por fim, uma extensa teoria quantitativa foi desenvolvida ao longo do século XX, oferecendo modelos sobre como se dão as mudanças genéticas e fenotípicas esperadas sob seleção natural. Essa teoria sustenta a seleção natural, na medida em que prevê que a ação da seleção, atuando sobre indivíduos variantes em populações, é capaz de explicar grandes mudanças observadas ao longo do tempo.

À luz do que foi exposto acima, é seguro dizer que a seleção natural é, com justiça, um conceito extremamente influente nas ciências biológicas. Ele tem o poder de explicar características do mundo natural, como a diversidade das formas e as adaptações, e é baseado em princípios que são fortemente corroborados por estudos empíricos, como a herdabilidade de características que afetam a sobrevivência e reprodução, a competição entre organismos de uma espécie por recursos, e um potencial de crescimento populacional que supera aquele dos recursos de que uma espécie dispõe. Mais do que isso, há evidência direta da influência da seleção sobre populações no campo e em laboratório.

Entretanto, a importância da seleção natural, assim como sua aceitação atual, não implica que ela não tenha sofrido ou sofra desafios como explicação para a transformação das espécies. Como vimos, a história do conceito de seleção natural, diferentemente daquela da ideia de evolução, é cheia de percalços, tendo apresentado, inclusive, um período relativamente longo em que perdeu seu prestígio, o chamado eclipse do Darwinismo. Dentre os desafios atuais — que não minam inteiramente o prestígio da seleção, como se tentou na época do eclipse, mas colocam limites ao seu poder explicativo —, examinaremos no presente capítulo os debates sobre o adaptacionismo e a teoria neutra da evolução molecular, que também constitui uma fonte de explicações não-adaptativas.

3 A crítica anti-adaptacionista de Gould e Lewontin

Dentre os ataques ao adaptacionismo, aquele feito por Stephen Jay Gould e Richard Lewontin (1979) é usualmente considerado o mais feroz (Para discussões, ver ROSE; LAUDER, 1996; MEYER; EL-HANI, 2005; GINNOBILI; BLANCO, 2007). Um dos pontos centrais de sua crítica diz respeito à prática de propor histórias adaptativas para explicar a existência de características funcionais que são consideradas válidas apenas com base no critério de consistência com a seleção natural, o que tornaria o programa

adaptacionista infalsificável. Diante de qualquer característica aparentemente útil, os adaptacionistas assumiriam sua funcionalidade e criariam uma hipótese acerca de seu significado adaptativo, explicando então sua existência a partir de um modelo seletivo.

Há dois pressupostos subsidiando esta prática:

- (1) os organismos podem ser concebidos como coleções de características unitárias, as quais poderiam ser consideradas independentes umas das outras;
- (2) as restrições ao poder da seleção natural podem ser consideradas mínimas, de modo que a adaptação por seleção natural seria a causa primária de toda forma, função ou comportamento exibido pelos seres vivos.

Em relação a estes pressupostos, Gould e Lewontin alertam para o fato de que os organismos são entidades integradas, de modo que muitas das características neles observadas são resultantes de restrições estruturais que afetam as interações dos elementos que formam este todo integrado. No caso destas características, uma interpretação adaptativa não se mostraria adequada. Outra consequência da integração das características dos seres vivos é que, muito dificilmente, a mudança de qualquer parte de um organismo não demanda mudanças em outras partes. Portanto, não podemos pressupor que as características evoluem de forma independente umas das outras, nem tampouco que as mudanças evolutivas possam ser explicadas exclusivamente pela ação da seleção natural, sem levar em conta a influência de outros processos, como as restrições estruturais acima mencionadas, ou a deriva genética, ou, ainda, restrições relacionadas aos processos de desenvolvimento e à história filogenética dos grupos.

Para entendermos melhor o argumento dos autores, podemos examinar um exemplo típico de explicação adaptacionista, analisado por Gould e Vrba (1982): trata-se da explicação oferecida por Kruuk (1972) para o 'mimetismo' sexual observado em hienas pintadas (*Crocuta crocuta*). As fêmeas dessa espécie são maiores do que os machos, dominantes sobre eles e mais agressivas, e apresentam uma genitália externa virtualmente indistinguível dos órgãos sexuais dos machos, pelo menos a olho nu. O clitóris é aumentado e estendido, formando uma estrutura cilíndrica com uma fenda estreita na sua extremidade distal; ele não é menor do que o pênis do macho e também é erétil (Figura 1). A existência de característica tão conspícua não pôde deixar de suscitar a perplexidade dos biólogos, requerendo alguma explicação. Gould e Vrba comentam que a literatura acerca desse fenômeno é cheia de especulações a respeito do seu significado adaptativo.

Kruuk, um dos principais estudiosos dessa espécie, observou que a genitália externa proeminente das fêmeas é usada num comportamento conhecido como 'cerimônia do encontro' (*meeting ceremony*), que desempenha papel importante na vida social das hienas pintadas. Nessa ocasião, duas hienas ficam lado a lado e, durante 10 a 15 segundos, lambem e cheiram os genitais uma da outra. Essa cerimônia foi interpretada por Kruuk

como um mecanismo para a integração social das hienas em clãs que se engajam em caça comunitária. Uma vez proposto um valor funcional para a genitália externa proeminente das fêmeas da hiena pintada, Kruuk inferiu que essa característica teria evoluído por seleção natural para essa função:

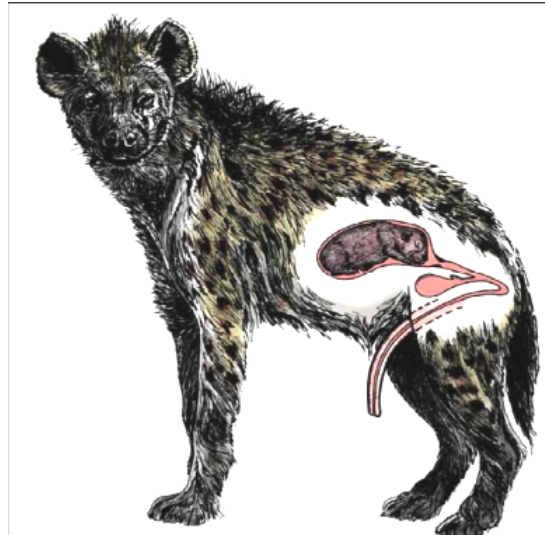


Figura 1: Fêmea de hiena pintada (*Crocuta crocuta*). Créditos: Kay Holekamp's Laboratory, Michigan State University. Obtido em sítio de acesso público da Michigan State University. (<http://special.newsroom.msu.edu/hyenas/index.html>)

É impossível pensar em qualquer outro propósito para essa característica especial das fêmeas além do uso na cerimônia do encontro. [...]. Então, pode também ser que um indivíduo com uma estrutura familiar, mas relativamente complexa e conspícua, cheirada durante o encontro, tenha uma vantagem sobre os demais; a estrutura frequentemente facilitaria este restabelecimento dos vínculos sociais ao manter os parceiros juntos por um período de encontro mais longo. Esta poderia ser a vantagem seletiva que causou a evolução da estrutura genital das fêmeas e dos filhotes (KRUUK, 1972, p. 229-230).

A oposição de Gould e Lewontin (1979) à abordagem adaptacionista não diz respeito ao fato de um cientista construir uma narrativa possível para a evolução de uma característica, inferida a partir de sua vantagem adaptativa, mas ao fato de ele vir a aceitá-la como válida apenas pela sua consistência com a seleção natural, sem que tal hipótese adaptacionista seja testada empiricamente. Além disso, esses autores criticam a postura dos adaptacionistas de não considerarem seriamente outros tipos de explicações biológicas, dando sempre preferência às explicações adaptativas, apenas por sua plausibilidade à luz da seleção. Em relação ao caso específico do 'mimetismo sexual' das hienas, Gould e Vrba (1982) chamam a atenção para uma hipótese alternativa, igualmente plausível

e consistente tanto com o conhecimento biológico acerca do desenvolvimento de mamíferos como com a compreensão dos processos evolutivos. Como as fêmeas de hiena pintada são maiores do que os machos e dominantes sobre eles e tais características são, com frequência, mediadas por hormônios, eles sugerem ser plausível conjecturar que as fêmeas atingem seu status de dominância pela secreção de andrógenos; e que o clitóris peniforme e o falso saco escrotal sejam meramente subprodutos secundários dos níveis elevados desses hormônios. Estas características seriam, então, consequências não-adaptativas de altos níveis de andrógenos, que teriam sido, estes sim, selecionados positivamente, constituindo uma adaptação primária relacionada com o papel comportamental da agressividade e dominância das fêmeas. Posteriormente, a genitália externa proeminente das fêmeas poderia ter sido cooptada para o uso na cerimônia do encontro, constituindo-se, então, numa exaptação. Gould e Vrba citam como evidência empírica a favor desta hipótese não-adaptativa os dados encontrados por Racey e Skinner (1979), que constataram não haver diferenças entre os níveis de andrógenos encontrados no plasma sanguíneo de machos e fêmeas de hienas pintadas, bem como que os fetos do sexo feminino apresentam, nessa espécie, o mesmo nível elevado de testosterona que as fêmeas adultas. Constatou-se, também, que o mesmo não ocorre com outras duas espécies da família *Hyaenidae*, cujos níveis de andrógenos no plasma sanguíneo das fêmeas são muito menores do que nos machos, não havendo nesses casos desenvolvimento de clitóris peniforme, nem comportamento de dominância das fêmeas sobre os machos.

Gould e Vrba esclarecem que não têm a pretensão de defender a correção desta hipótese não-adaptativa, mas apenas chamar a atenção, através do mimetismo sexual das hienas pintadas, para o fato de que a predominância da perspectiva adaptacionista restringe a variedade de hipóteses plausíveis que podem ser exploradas e testadas empiricamente pelos biólogos na explicação dos processos evolutivos. Afinal, um viés adaptacionista constitui uma possível razão pela qual Kruuk, apesar de seu vasto conhecimento sobre as hienas pintadas, não considerou outras hipóteses para explicar o mimetismo sexual, como a hipótese não-adaptativa apontada por Gould e Vrba.

4 'Adaptacionismos' e seus desafios

O artigo de Gould e Lewontin (1979) gerou grandes debates e reações diversas na comunidade de biólogos evolutivos. Godfrey-Smith (2001) sugere que as reações às críticas feitas por esses autores acabaram por deixar claro que não havia homogeneidade no pensamento adaptacionista, podendo-se identificar, em sua visão, três variedades distintas: *adaptacionismo empírico*, *adaptacionismo explanatório* e *adaptacionismo metodológico*.

O adaptacionismo empírico sustenta que seria possível, em grande medida, prever e explicar o resultado dos processos evolutivos levando-se em conta apenas o papel exercido pela seleção natural, dado o grau de sua importância causal em relação a outros fatores evolutivos. O adaptacionismo explanatório, por sua vez, defende que o

design aparente dos organismos — ou seja, a complexidade intrínseca das estruturas e dos mecanismos biológicos e o aparente ajuste dos mesmos para lidar com desafios ambientais específicos — constitui o fato mais intrigante na biologia, bem como a questão central a ser resolvida pela biologia evolutiva. Desse modo, mesmo reconhecendo que a seleção natural é altamente restringida, que em boa parte dos casos é ineficaz, e que a maioria das características dos organismos pode não constituir adaptações, os defensores desta posição atribuem um poder explanatório único à seleção natural em relação aos demais fatores evolutivos, à medida que ela forneceria a única solução satisfatória para o problema do *design* aparente.

Diferentemente destas duas visões, o adaptacionismo metodológico não faz nenhuma afirmação acerca do mundo natural e do papel que a seleção natural desempenha nele, consistindo apenas numa recomendação acerca de como os biólogos devem pensar sobre os organismos e nortear suas investigações. Os adaptacionistas metodológicos veem na adaptação um bom conceito organizador para a pesquisa em biologia evolutiva, e consideram que a melhor maneira de se estudar os sistemas biológicos é procurando por aspectos relativos a adaptações e a um bom *design*.²

A identificação dessas três formas de adaptacionismo é importante para compreendermos os argumentos anti-adaptacionistas dirigidos a cada uma delas, assim como os desafios empíricos, teóricos e metodológicos que cada uma precisa enfrentar.

Versões ambiciosas do adaptacionismo explanatório, como aquelas defendidas por Dawkins (1996) e Dennett (1995), têm como maior desafio a questão epistemológica de justificar cientificamente a prioridade dada à complexidade do *design* como problema central da biologia evolutiva, diante da diversidade dos fenômenos evolutivos. O reclame do adaptacionismo explanatório — de que o *design* aparente coloca a pergunta mais relevante a ser respondida pela biologia evolutiva — foi duramente criticado por Godfrey-Smith (1999; 2001), com base nos seguintes argumentos:

- (1) É possível julgar se uma questão é mais importante que outra em termos lógicos, no que diz respeito à quantidade de informação que será disponibilizada ao respondê-la, ou ainda quanto a seu valor prático, mas não há como decidir se uma questão é mais importante do que outra no sentido objetivo requerido pelo adaptacionismo explanatório;
- (2) Não há como decidir, objetivamente, qual fenômeno na natureza é mais intrigante

² Como discute Caponi (2006), o uso do termo '*design*' tem dado lugar a equívocos, uma vez que pode implicar a sobreposição de duas ideias, a de desígnio, planejamento, e a de desenho. Caponi sugere que tal sobreposição pode ser um dos fatores responsáveis pelo constante retorno, e persistência, do argumento teológico do desígnio nos países de língua inglesa, mais recentemente pelos defensores do movimento do '*design* inteligente'. No âmbito da biologia evolutiva, o termo '*design*' se refere à ideia de desenho, no sentido de organização estrutural complexa, ajustada a uma função hipotética (LAUDER, 1998, p.508). Não se trata de que esta complexidade estrutural demande explicações que apelem a um *designer*, a um planejador inteligente, na medida em que a biologia evolutiva naturaliza tanto o *design* como os modelos explicativos propostos para dar conta de sua origem e existência.

que outro, estando habilitado, por isso, a se tornar a questão central na explicação evolutiva. É possível acharmos alguns fenômenos menos notáveis do que a complexidade do olho, como, por exemplo, a existência de unhas nos polegares, “mas as unhas dos polegares são tão reais quanto os olhos, e as unhas possuem, de igual modo, uma história evolutiva” (GODFREY-SMITH, 1999, p. 188).

Godfrey-Smith propõe que, se esses argumentos estiverem corretos, o adaptacionismo explanatório é reduzido a uma questão de preferência pessoal³. Alguns biólogos e filósofos “... consideram a seleção importante porque ela responde a questões que eles consideram interessantes” (GODFREY-SMITH, 1999, p.188). Analisando os argumentos apresentados por Dawkins e Dennett a favor da prioridade do ‘problema do *design*’ e da seleção natural como resposta ao mesmo, Godfrey-Smith (1999; 2001) conclui que o adaptacionismo explanatório, na forma como é defendido por esses autores, não tem suas raízes nas evidências obtidas pela biologia, mas sim em um extenso projeto intelectual de defesa de uma visão de mundo secular, e do papel que a seleção natural cumpre nesta visão de mundo. Desse modo, o adaptacionismo explanatório não seria passível de teste empírico.

O mesmo não ocorre com o adaptacionismo empírico. Ao fazer afirmações factuais sobre o mundo biológico, ele se torna prontamente testável. Para realizar tal teste, é preciso desenvolver um modo de comparar a importância causal da seleção natural com a de outros fatores evolutivos. Orzack e Sober (1994) buscaram desenvolver simulações baseadas em modelos em que todos os fatores evolutivos não-seletivos (ou a maioria deles) são removidos, de modo que se possa estimar o grau de adequação de um modelo puramente baseado na seleção natural para explicar uma variedade de fenômenos. Se, em um caso particular, um modelo dessa natureza, que podemos chamar de ‘modelo selecionista crítico’ (*censored selectionist model*), estiver tão bem ajustado aos dados empíricos que a inclusão de mais fatores evolutivos à análise leve a pouco ou nenhum ganho, a abordagem adaptacionista estará justificada.

O modelo desenvolvido por Orzack e Sober sofreu, contudo, importantes críticas de ordem teórico-metodológica. Brandon e Rausher (1996) e Godfrey-Smith (2001) argumentam que aqueles autores não estruturaram seus argumentos de modo que se tornasse possível o teste de outros modelos críticos igualmente bons. Não foi avaliado, por exemplo, se um modelo selecionista de um dado tipo é melhor ou pior do que um modelo não selecionista similar, no que diz respeito à sua complexidade e às questões que pretende responder. Deste modo, segundo a análise desses autores, os argumentos de Orzack e Sober (1994) terminaram por ser tendenciosos, favorecendo o adaptacionismo

³ Godfrey-Smith esclarece que, ao usar o termo ‘pessoal’, tem clareza de que não se trata de uma questão individual, de cada pesquisador, mas de uma espécie de envolvimento kuhniiano de uma comunidade científica com certa classe de problemas. De qualquer maneira, o que pretende argumentar é que o fato de o cientista considerar certos tipos de problemas particularmente intrigantes não deve levá-lo a confundir seu estado de perplexidade com os aspectos do mundo que estuda.

em relação a posições alternativas.

No que diz respeito ao adaptacionismo metodológico, Godfrey-Smith (2001) sugere que, em grande parte, essa posição se encontra sustentada no seguinte argumento indutivo: os inúmeros sucessos históricos da abordagem adaptacionista levam à conclusão de que devemos encorajar os biólogos do futuro a também organizarem seus trabalhos a partir dessa abordagem. Esse argumento não se justifica, como no caso de toda indução dessa natureza. A este tipo de argumento tem sido dirigida, ainda, a objeção de que o sucesso da abordagem adaptacionista no passado esteve relacionado a condições históricas específicas, a um contexto teórico que não tem mais lugar na biologia de hoje. Os avanços teóricos e empíricos⁴ que levaram ao contexto atual demandariam uma abordagem diferente (LEVINS; LEWONTIN, 1985).

No entanto, um segundo argumento tem sido apresentado em favor do papel heurístico do adaptacionismo, o de que essa abordagem metodológica constitui uma parte necessária do programa pluralista, tal como advogado pelos próprios Gould e Lewontin. Andrews e colaboradores (2002) argumentam que, para estabelecer empiricamente que certos aspectos de uma característica são mais bem explicados por hipóteses alternativas, que dizem respeito, por exemplo, a restrições históricas, estruturais ou de desenvolvimento, é necessário que hipóteses adaptacionistas plausíveis também sejam consideradas, testadas e rejeitadas sistematicamente. De fato, esse é um argumento mais convincente a favor da validade e importância de se propor modelos adaptacionistas, lado a lado com modelos não-adaptacionistas, na construção de uma biologia evolutiva comprometida com um pluralismo de processos.

A crítica de Gould e Lewontin (1979) cumpriu um importante papel ao abrir os olhos da comunidade dos biólogos evolutivos para os desafios empíricos, teóricos e metodológicos que a abordagem adaptacionista tem de enfrentar. Ela levou, dessa forma, à implementação de ferramentas teóricas e modelos matemáticos que nos permitem testar tanto o papel de fatores adaptativos como o das restrições genéticas e de desenvolvimento na evolução fenotípica (PIGLIUCCI; KAPLAN, 2000). Argumenta-se, no entanto, que devemos ter, em relação às hipóteses não-adaptacionistas, a mesma vigilância quanto à consistência empírica que Gould e Lewontin recomendam no caso das hipóteses adaptacionistas. Afinal, estórias (*just-so stories*) não-adaptacionistas plausíveis, mas que não se sustentam em evidências empíricas suficientes, são também passíveis de serem construídas (ORZACK; SOBER, 1994; PIGLIUCCI; KAPLAN, 2000; ANDREWS et al., 2002; MULLER; WRANGHAM, 2002).

Mais uma vez, o caso do mimetismo sexual das hienas pintadas (*Crocuta crocuta*) se mostra emblemático. Muller e Wrangham (2002) argumentam que a hipótese não-adaptacionista — que considera a genitália externa proeminente das fêmeas desta espécie um produto colateral da exposição pré-natal a andrógenos —, foi aceita por duas déca-

⁴ Pigliucci e Kaplan (2000) apresentam uma síntese dos avanços conceituais e empíricos ocorridos desde a publicação da crítica de Gould e Lewontin, em 1979.

das sem passar por testes empíricos mais robustos. Um dos problemas que essa hipótese deve enfrentar diz respeito à explicação de como e por que os andrógenos atuam seletivamente sobre o crescimento do clitóris peniforme, tendo seus efeitos mitigados no caso de outras características que também são tipicamente associadas a tal ação hormonal, não dando origem, assim, a uma diminuição do comportamento maternal, a disfunções na fertilidade ou à desfeminização do comportamento sexual, entre outros exemplos possíveis. Diante dessa questão, no final dos anos 1990, foram organizadas investigações para desvendar, detalhadamente, a influência da testosterona na diferenciação sexual em hienas pintadas. Estudos experimentais mostraram, então, que a masculinização da genitália feminina nessa espécie é independente de andrógenos. A formação inicial da genitália masculinizada no feto e o posterior crescimento do clitóris durante o desenvolvimento fetal e pós-natal podem proceder normalmente sem a influência de andrógenos gonadais. Muller e Wrangham (2002) argumentam que, diante desses dados, coloca-se a necessidade de novas hipóteses adaptacionistas. Os autores propõem, então, que a masculinização da genitália feminina, ao levar a um monomorfismo sexual, pode ser um mimetismo adaptativo, cuja vantagem estaria relacionada à diminuição da agressividade entre as fêmeas, contribuindo para a diminuição do infanticídio e da mortalidade decorrente de atritos entre diferentes clãs. Mesmo que a hipótese proposta por Muller e Wrangham (2002) possa não ser correta, o caso das hienas pintadas sugere que não há razão para favorecer *a priori* hipóteses adaptacionistas ou não-adaptacionistas. Em ambos casos, é necessário ir além da plausibilidade e consistência teórica, empenhar-se na investigação da consistência empírica de cada hipótese.

Essa atitude é inteiramente consistente, no nosso entendimento, com a tendência crescente entre os biólogos evolutivos de aceitação de uma abordagem pluralista na biologia evolutiva, em termos tanto de um pluralismo de processos (PIGLIUCCI; KAPLAN, 2000; MEYER; EL-HANI, 2000, 2005) como de um pluralismo de padrões⁵ (DOOLITTLE; BAPTESTE, 2007). Não se trata, assim, de pura e simplesmente rechaçar hipóteses adaptacionistas, mas de considerá-las lado a lado com hipóteses não-adaptacionistas, bem como ter em conta a possibilidade de vários mecanismos evolutivos atuarem em conjunto e mesmo sinergicamente.

5 Dificuldades enfrentadas pelo conceito de adaptação

As críticas ao adaptacionismo expõem as dificuldades que o conceito de adaptação vem enfrentando para se acomodar a avanços empíricos e conceituais da biologia evolu-

⁵ Doolittle e Bapteste (2007) denominam 'pluralismo de padrões' o reconhecimento de que diferentes padrões evolutivos, além do modelo da árvore filogenética, podem vir a ser apropriados para diferentes grupos taxonômicos ou diferentes escalas, ou mesmo propósitos. Em particular, no caso de bactérias, a representação do padrão de relações em termos de uma reticulação parece mais apropriada do que a representação em termos de uma árvore evolutiva, em virtude da magnitude dos processos de transferência horizontal de informação genética nesses organismos.

tiva, que apontam os limites da seleção natural em moldar fenótipos ótimos, bem como a importância, no processo evolutivo, de outros mecanismos além da seleção.

No contexto intelectual que sucedeu à síntese evolutiva das décadas de 1930 e 1940, o conceito de adaptação foi ressignificado, como parte da visão do processo evolutivo desenvolvida nos trabalhos clássicos de Mayr, Dobzhansky, Simpson, Stebbins, entre outros — caracterizada por Sterelny e Griffiths (1999) como a ‘visão aceita’ (*received view*) da biologia evolutiva. As duas formas de conceituar adaptação, como característica e como processo, encontradas no glossário de Futuyma (1992)⁶ — um dos textos didáticos mais adotados em disciplinas de evolução no ensino superior —, serve para exemplificar esta perspectiva:

Adaptação — Um processo de mudança genética de uma população, devido à seleção natural, pelo qual o estado médio de um caráter é aperfeiçoado com relação a uma função específica ou pelo qual se acredita que uma população se torna mais ajustada para alguma característica de seu ambiente. Também, *uma adaptação*: uma característica que se tornou predominante em uma população devido a uma vantagem seletiva proporcionada pelo seu aumento do desempenho de alguma função (FUTUYMA, 1992, p. 578. Ênfase no original).

O modo como o conceito de adaptação é formulado, na perspectiva da teoria sintética, implica as ideias de que: (1) qualquer característica funcional é necessariamente resultante da ação direta da seleção natural; (2) esse processo leva a um estado ótimo da estrutura orgânica em sua relação com o ambiente; e (3) ele conduz a um aumento da aptidão darwiniana (*fitness*) média da população. No entanto, autores como Sober (1993) e Sterelny & Griffiths (1999) têm argumentado, vigorosamente, acerca da independência lógica entre adaptação (característica moldada pela seleção natural) e adaptatividade, ou incremento na aptidão darwiniana.

Para que a seleção natural possa levar à otimização, é preciso que algumas condições sejam satisfeitas: por exemplo, o regime seletivo deve manter-se estável por um longo período de tempo.⁷ No entanto, o ambiente sofre mudanças frequentes, seja por

⁶ Vale a pena observar que, após apresentar esta definição para adaptação, Futuyma (1992, p. 578) comenta que este é “... um conceito complexo e mal definido”, o que ilustra bem a importância de sua elucidação, dado o papel central desempenhado pelo mesmo no pensamento evolutivo. Embora tenha mantido esta mesma definição no glossário, Futuyma apresenta, na terceira edição de *Evolutionary Biology* (publicada em 1998), uma abordagem do conceito de adaptação, e de sua relação com a seleção natural, mais informada pelas controvérsias a respeito da definição e dos critérios para identificação de uma adaptação, em comparação com a edição de 1986 (publicada em tradução brasileira de 1992). Após analisar tais controvérsias no capítulo referente à seleção natural e adaptação, ele propõe a seguinte definição: “*uma característica é uma adaptação para alguma função caso tenha tornado-se prevalente ou se mantido na população (ou espécie, clado) devido à seleção natural para a função*” (FUTUYMA, 1998, p.354). Como veremos mais abaixo, esta definição é bastante próxima daquela proposta por Sober (1993).

⁷ Para uma discussão detalhada sobre as condições em que a seleção pode ser otimizadora, ver Sober (1993).

processos autônomos, como as mudanças geológicas, ou, em grande parte, pela própria atividade dos organismos, que agem continuamente sobre o meio em que vivem, bem como sobre os demais organismos. Retornaremos a esse ponto a seguir, ao tratarmos da crítica de Lewontin (2002; ver também LEVINS; LEWONTIN, 1985) à formulação típica do conceito de adaptação. Desse modo, a evolução por seleção natural pode ser descrita, metaforicamente, como uma espécie de corrida em direção a um ‘alvo móvel’: à medida que a população é modificada em resposta a uma pressão seletiva criada por determinadas condições ambientais, essas condições podem estar mudando, em parte devido à própria evolução dessa população (LEWONTIN, 1978, p. 159; SOBER, 1993, p. 174). Essa é uma das razões pelas quais não podemos entender a seleção natural como um processo *necessariamente* otimizador, ou seja, que terá sempre como resultado final o estado ótimo de uma característica, ou uma adaptação perfeita de uma população às suas condições de vida. Não se trata de que a seleção natural nunca possa ter esse resultado, mas apenas de que esse não é um resultado *necessário* do processo de seleção.

Como pode levar algum tempo até que se façam sentir novas pressões seletivas, mudanças ambientais podem não ser seguidas rapidamente por mudanças na distribuição de características de uma população. Uma das razões para esse lapso temporal entre mudança ambiental e manifestação como pressão seletiva reside no fato de que o efeito de uma dada mudança pode ser minimizado por outros fatores ambientais, ou pela ação de outras forças evolutivas. Desse modo, uma característica que se tenha fixado por apresentar valor adaptativo num determinado ambiente ancestral, sendo, portanto, uma adaptação, pode continuar prevalente por algum período de tempo sem conferir qualquer benefício, ou até mesmo causando problemas para o organismo que a possui. É o caso, por exemplo, do nosso paladar preferencial por alimentos ricos em carboidratos e lipídeos, particularmente acentuado na infância: trata-se de uma adaptação às condições de um ambiente ancestral com disponibilidade limitada de calorias, mas que, nos dias de hoje, tem resultado em sérios problemas de saúde nas populações humanas, a exemplo da atual epidemia de obesidade, inclusive entre crianças.

Se em vez de empregarmos o conceito de ‘ambiente’ — que é amplo e vago demais, por dizer respeito a uma quantidade muito grande de referentes no mundo natural —, fizermos uso do conceito de ‘nicho ecológico’, que tem significado mais restrito, nossa compreensão do processo evolutivo poderá ser consideravelmente refinada. Lewontin (2002, p. 57), por exemplo, entende nicho ecológico como “uma justaposição espacial e temporal de diferentes elementos do mundo que produzem um entorno relevante para o organismo”. À luz de tal compreensão, podemos conceber que alguns desses elementos podem estar mudando constantemente e sem direção definida, enquanto outros elementos podem ser estáveis, ou mudar sempre na mesma direção. Desse modo, numa mesma espécie, poderá haver otimização para características relacionadas a esses últimos fatores ambientais — que não apresentaram mudança ou mudaram de forma direcional numa escala temporal dada —, enquanto características conectadas a fatores

que mudam continuamente, e sem direção definida, poderão não ser otimizadas.

Outro caso comum em que a seleção natural não implica, necessariamente, aumento do valor da aptidão darwiniana média da população até seu máximo teórico, ou seja, não atua como um fator de otimização, é a seleção dependente de frequência (SOBER, 1993). Nesse caso, o valor adaptativo de uma característica é dependente da proporção de indivíduos da população que a apresentam. Um exemplo familiar aparece em sistemas de mimetismo batesiano. Uma espécie de borboleta não-venenosa (*Limenitis archippus*) mimetiza o padrão de coloração de advertência de uma espécie venenosa, não-palatável (*Danaus plexippus*, a borboleta monarca). Quando a característica mimética, a semelhança visual com a borboleta monarca, surge na população de *Limenitis*, ela é selecionada positivamente, uma vez que os pássaros predadores evitarão comer essas formas miméticas, já que terão experimentado espécimes de monarca e aprendido a evitar tal padrão de coloração. Contudo, à medida que a frequência dos organismos miméticos aumenta na população, também aumenta a probabilidade de os pássaros experimentarem essas formas não-venenosas, o que diminui, por sua vez, a probabilidade de que as evitem. Desse modo, o valor adaptativo da semelhança visual com a borboleta monarca em *Limenitis* diminui à medida que sua frequência aumenta na população. Nesse modelo de seleção dependente de frequência, uma característica se torna prevalente numa população pela ação da seleção natural (sendo, assim, uma adaptação), mas tal processo não resulta, ao final, no aumento relativo do valor da aptidão darwiniana média da população.

Assim como são comuns casos em que a adaptação não leva a incremento da aptidão darwiniana média da população, o inverso também ocorre: há características que aumentam o nível de adaptatividade de seu portador sem que sejam adaptações, ou seja, sem que tenham sido fixadas na população pela ação direta da seleção natural. Esse é o caso, por exemplo, de características que se tornam frequentes numa população por deriva genética e, posteriormente, são cooptadas para uma função. Ou ainda, de características que inicialmente evoluíram não porque apresentavam, por si mesmas, alguma vantagem adaptativa, mas por estarem evolutivamente correlacionadas a alguma outra característica vantajosa para a sobrevivência e reprodução dos organismos, e que posteriormente passaram a apresentar usos benéficos. A evolução correlacionada de duas características pode ocorrer, por exemplo, devido a uma correlação genética, quando essas características sofrem influência dos mesmos genes (pleiotropia), ou quando são influenciadas por genes cujos loci estão fortemente ligados num cromossomo. Isso também pode ocorrer quando duas características se mostram correlacionadas devido ao modo como ocorre o desenvolvimento de um organismo.

Por trás dos argumentos acima, está uma compreensão de adaptações como características que resultaram do processo de seleção natural, não importando se aumentam ou não a adaptatividade ou a aptidão darwiniana média de uma população. Esse modo de compreender o conceito de adaptação foi formulado de modo preciso por Sober,

como resultado de sua argumentação acerca da independência lógica entre adaptação e incremento de adaptatividade:

A é uma adaptação para a tarefa T na população P se e somente se A se tornou prevalente em P porque houve seleção para A, sendo que a vantagem seletiva de A foi devida ao fato de A ter auxiliado no desempenho da tarefa T (SOBER, 1993, p. 208).

Além de não implicar a afirmação da necessidade do incremento da adaptatividade ou da aptidão darwiniana média das populações, a formulação do conceito de adaptação proposta por Sober (1993) não implica também a tese da suficiência da seleção natural para explicar a origem de quaisquer características funcionais observadas nos organismos, como advoga o adaptacionismo empírico. Esse conceito propõe apenas que a condição necessária e suficiente para que uma característica seja designada uma 'adaptação' é ser resultante de seleção natural. É reconhecida, portanto, a possibilidade de que características funcionais tenham origem não-adaptativa, sendo delimitadas a eficácia da seleção natural e o domínio de aplicação do próprio conceito de adaptação. Desse modo, na formulação de Sober, o emprego do conceito de adaptação se mostra compatível com uma postura pluralista em relação aos processos evolutivos, levando-se em consideração outros fatores evolutivos na explicação da forma orgânica.

Contudo, há mais duas questões discutidas por Lewontin (2002, ver também LEVINS; LEWONTIN, 1985) a serem enfrentadas na construção de uma abordagem consistente do conceito de adaptação: (1) a dificuldade de acomodar a complexidade das relações entre organismo e ambiente na formulação típica desse conceito; e (2) o deslocamento do organismo do foco de estudo da biologia evolutiva, que a compreensão usual da adaptação provoca. Como sumaria Lewontin, a adaptação tem sido usualmente concebida no pensamento darwinista como

(...) o processo de mudança evolutiva pelo qual o organismo provê uma 'solução' cada vez melhor ao 'problema' [criado pelo ambiente externo], cujo resultado final é o estado de estar adaptado (LEWONTIN, 1978, p. 157).

Lewontin argumenta que esse modo de compreender a adaptação, comprometido com a ideia de um ajuste gradual do organismo ao ambiente, implica a visão simplista de que o ambiente se modifica a partir de uma dinâmica própria, que é então seguida pelos organismos. Desse modo, não são levados em conta os efeitos das atividades das formas vivas, que modificam o próprio ambiente em que vivem de maneira tanto a promover como a inibir sua própria vida e a de outros organismos. Atividades como a construção de ninhos, a marcação de fronteiras e trilhas, e mesmo a criação de habitats inteiros — como no caso da construção de represas por castores ou formigueiros por formigas —, aumentam as possibilidades de vida dos próprios organismos e criam pressões seletivas que atuam sobre outros organismos. Por sua vez, uma característica

universal dos organismos é o fato de o aumento de seus números ser autolimitado, na medida em que exaurem recursos como, por exemplo, alimentos e espaço. Além disso, tal consumo leva também à produção: os organismos absorvem matéria e energia em uma forma e as repassam convertidas em outras formas, que, de um lado, não podem ser mais usadas por indivíduos da mesma espécie, mas, de outro, podem servir como recursos para indivíduos de outras espécies. Por todas essas razões, parece equivocada a ideia de que o estado do ambiente de um organismo poderia ser tratado como se fosse independente das ações do próprio organismo, como supõe o conceito de adaptação, conforme interpretado por Lewontin (1978; 2002, ver também LEVINS; LEWONTIN, 1985).

O conceito de adaptação, na formulação típica citada acima, somente poderia ter poder heurístico na explicação da evolução biológica caso fosse possível a construção *a priori* de nichos ecológicos, antes mesmo que fossem conhecidos os organismos que os ocupam, passando-se, então, a descrever a evolução dos organismos na direção desses nichos. Nesses termos, o nicho seria concebido como uma espécie de espaço ecológico com buracos ocupados por organismos cujas propriedades lhes dariam a 'forma' correta para se adaptarem a tais lugares (LEWONTIN, 2002). Esse seria um conceito de nicho ecológico preexistente e vazio, o qual, segundo a análise de Lewontin (2002, p.54, ver também LEVINS; LEWONTIN, 1985, p. 70-71), só poderia ter valor no estudo da natureza caso fosse possível especificarmos "quais justaposições de fenômenos físicos constituiriam um nicho potencial e quais não o fariam". No entanto, não há uma maneira preferível de dividir o espaço multidimensional do nicho ecológico, e qualquer tentativa de fazê-lo na ausência de organismos que o constroem e definem seria arbitrária. Os organismos, através das suas atividades, tanto criam ativamente o ambiente em que vivem como determinam quais variáveis do ambiente externo farão parte de seu nicho. Por exemplo, em um mesmo jardim, convivem espécies que são polinizadas por diferentes insetos e pássaros, em consequência da época em que florescem e da morfologia da corola. Como argumenta Lewontin (2002, p. 58), beija-flores que polinizam flores com corola longa e fina não fazem parte do nicho de flores com corolas planas e abertas, polinizadas por outros organismos, ainda que flores dos dois tipos estejam abertas lado a lado e ao mesmo tempo. Uma mudança na população de beija-flores terá impacto sobre o sucesso da polinização de flores de corola longa e fina, na medida em que eles fazem parte do nicho de tais flores, mas não terá impacto sobre as flores com corolas planas e abertas.

Para Lewontin, as interações entre organismos e ambiente são muito mais complexas, por seu caráter dialético, do que pressupõe o conceito de adaptação como ajuste gradual dos organismos ao ambiente. Ele questiona, pois, a adequação da metáfora da 'adaptação' na descrição do processo evolutivo, uma vez que ela parece implicar a ideia de que há problemas fixos, criados de forma autônoma pelo ambiente externo, aos quais os organismos devem responder para se ajustarem às condições externas

de vida. Para este autor, a evolução pode ser mais adequadamente descrita como um processo contínuo, no qual os organismos evoluem para resolver problemas imediatos, em certa medida postos por eles mesmos ao modificarem o ambiente em que vivem, o que faz com que os problemas que eles resolvem mudem gradualmente, à medida que os organismos evoluem. Tratar-se-ia de um processo de coevolução dos organismos e de seus ambientes (LEWONTIN, 1997, p. 108). Lewontin propõe, então, a metáfora da ‘construção’ para representar esta situação. Essa proposta de Lewontin, que pode ser denominada ‘construtivismo’⁸, deu vez a um programa de pesquisa atualmente bastante ativo, enfocando a construção de nichos pelos organismos (*e.g.*, ODLING-SMEE et al., 2003).

Lewontin também discute como a adesão da biologia moderna a uma visão unilateral da relação entre organismo e ambiente contribuiu para o deslocamento do organismo do foco de estudo da biologia evolutiva. O autor argumenta que “a estrutura da explicação adaptativa das características” (LEWONTIN, 2002, p. 50), em lugar de ter, de fato, o organismo como objeto prioritário, acaba por ter como foco a demonstração de como as propriedades dos seres vivos seguem as demandas do ambiente por meio da adaptação. A consequência, segundo o autor, é que o organismo passa a ser o nexo passivo de forças externas (as condições ambientais que estabelecem pressões seletivas) e internas (a variação genética), independentes umas das outras, as primeiras gerando ‘problemas’ aleatórios com respeito aos organismos, e as últimas gerando ‘soluções’ aleatórias com respeito ao ambiente. Os organismos terminam por ser, assim, alienados das forças que governam sua existência. A visão construtivista, por sua vez, restaura o papel dos organismos nos processos evolutivos.

6 O conceito de exaptação

Diante das dúvidas em relação ao estatuto e papel epistemológico do conceito de adaptação, vemos duas reações comuns em situações dessa natureza: propostas de abandono e substituição do referido conceito, como no caso do construtivismo de Lewontin (2002), ou propostas que buscam ‘salvar’ o conceito, por meio de sua reformulação. Este segundo tipo de reação pode ser ilustrado pela definição de adaptação proposta por Sober (1993), discutida anteriormente, ou pela proposição do conceito de *exaptação* por Gould e Vrba (1982), que leva a uma restrição do significado do termo ‘adaptação’. Nesta seção, trataremos desta tentativa de reformular nossa compreensão da adaptação.

Gould e Vrba consideram que muitos dos problemas enfrentados pelo conceito de adaptação, tal como formulado pela teoria sintética da evolução, poderiam ser resolvidos

⁸ Nota do Org.: por vezes, o termo ‘constructivism’, do inglês, é traduzido, em obras de biologia e de filosofia da biologia em português, por ‘construcionismo’. Optamos, nesta coletânea, pela tradução ‘construtivismo’, por ser mais usual, a despeito de este termo ser usado para designar posições muito diferentes em outras áreas do conhecimento.

Processo	Caráter	Uso
A seleção natural moldou o caráter para um uso corrente - Adaptação	Adaptação	Função
Um caráter, previamente moldado pela seleção natural para uma função particular (uma adaptação), é cooptado para um novo uso - Cooptação	Exaptação	Efeito
Um caráter cuja origem não pode ser atribuída à ação direta da seleção natural (uma não adaptação), é cooptado para um uso corrente - Cooptação		

Tabela 1 – A distinção entre adaptação e exaptação, de acordo com Gould e Vrba (1982)

mediante a criação de dois novos termos numa “taxonomia da morfologia evolutiva” (1982, p. 520): *exaptação* e *aptação*.

O termo ‘exaptação’ se refere a características previamente moldadas pela seleção natural para uma função particular, mas que foram cooptadas para um novo uso; ou a características originalmente não-funcionais, resultantes de processos não-seletivos, mas que foram cooptadas para um uso corrente. A Tabela 1 apresenta os conceitos propostos por Gould e Vrba. É importante notar que a distinção proposta por eles incorpora uma distinção entre função e efeito similar àquela encontrada em Williams (1966) e compatível, em nosso entendimento, com a abordagem etiológica das funções proposta por Wright (1998).

As penas das aves oferecem um exemplo de cooptação de característica previamente moldada pela seleção natural para uma função anterior ao uso corrente. De acordo com os modelos atualmente mais aceitos, as penas foram inicialmente selecionadas para a função de isolamento térmico em dinossauros ancestrais das aves e, posteriormente, foram cooptadas para o voo, o que terminou por resultar na seleção posterior de mudanças em características das próprias penas, em características esqueléticas e padrões neuromotores específicos (Figura 2). As penas são, portanto, adaptações para termorregulação e exaptações para o voo. Características das penas, do esqueleto e padrões neuromotores são adaptações secundárias, selecionadas por suas funções no voo.

O segundo caso pode ser ilustrado pela cooptação das suturas cranianas não-fusionadas dos filhotes para o parto em mamíferos placentários, que foram citadas pelo próprio Darwin, em *A origem*, como exemplo de característica que comumente é confundida com uma adaptação, mas teria se originado por causas independentes da seleção natural:

As suturas dos crânios dos mamíferos em idade infantil têm sido interpretadas como uma bela adaptação destinada a facilitar o parto, o que sem dúvida acontece. Todavia, como tais suturas também aparecem nos crânios dos filhotes de répteis e de aves, cujo nascimento depende apenas do rompimento das cascas dos ovos, podemos deduzir que essa estrutura surgiu em decorrência de certas leis de crescimento, sendo utilizadas pelos animais superiores no momento do parto (DARWIN, 1985, p. 178).

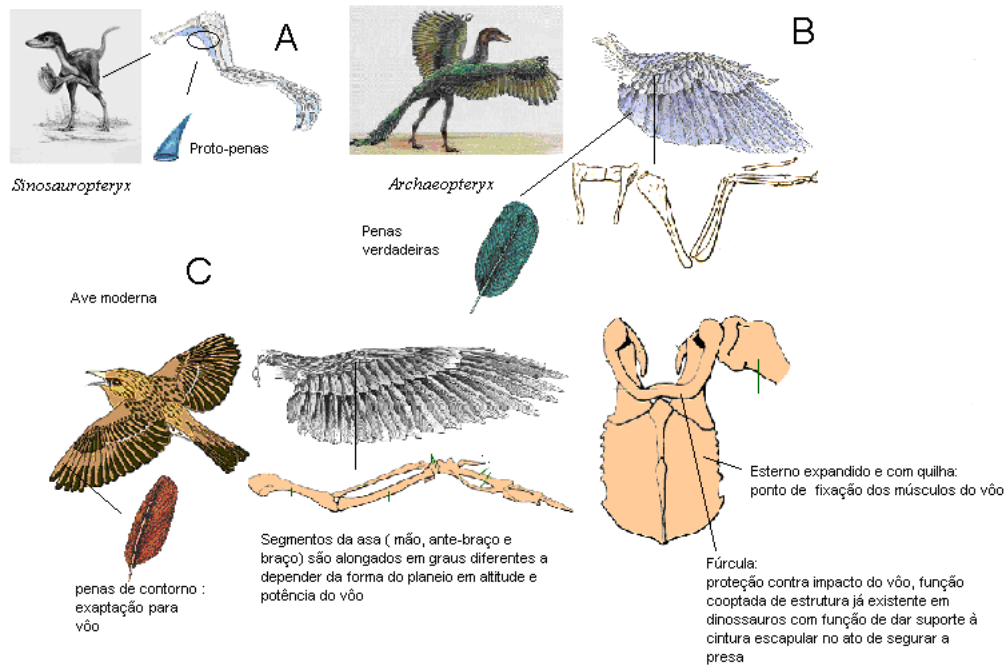


Figura 2: Evolução do voo: sequência de adaptações primárias, exaptações e adaptações secundárias. A. *Sinosauropteryx*, uma das espécies fósseis mais antigas de dinossauro plumoso (com o corpo revestido de penas). Ao lado, detalhe do membro anterior revestido por proto-penas, que correspondiam a espessamentos da pele em forma de cones ocos. Trata-se de um dinossauro bípede ancestral das aves, que apresenta componentes esqueléticos com características anatómicas que indicam não terem sido capazes de realizar o tipo de voo que as aves exibem. Diante dessas evidências, sugere-se que originalmente as penas funcionavam como isolante térmico, não sendo usadas no voo. As penas seriam, então, uma adaptação para termorregulação. B. *Archaeopteryx*, considerada a mais antiga espécie de ave conhecida. Esta espécie reteve características de dinossauros ancestrais, como a longa cauda, a dentição etc., mas apresentava o corpo coberto por penas verdadeiras, com uma ráquis que forma o eixo central da pena e vexilos, formados pelo conjunto de barbas e bárbulas de ambos os lados do eixo central. O membro anterior, mostrado ao lado, apresenta arranjo de penas de voo semelhante ao das aves atuais: uma série distal de penas nos ossos alongados da mão e uma série proximal ao longo da parte externa do braço. Estima-se que *Archaeopteryx* tinha capacidade de voo por distâncias curtas. C. Ave moderna. As penas exaptadas para o voo passam a ser altamente modificadas e multifuncionais. As penas das asas são penas de contorno modificadas para o voo, os vexilos são arranjados assimetricamente em relação à ráquis etc. Além destas adaptações secundárias relativas às penas de voo, as aves apresentam modificações nos componentes esqueléticos, como o esterno muito expandido, com uma quilha na qual se fixam músculos envolvidos no voo, a presença de ossos pneumáticos, dentre outras mudanças apresentadas na figura (Figura produzida pelos autores do presente capítulo).

Assim, o termo 'exaptação' designa características que apresentam valor funcional diante das circunstâncias correntes e **em consequência de** sua forma, mas são distintas de características que foram moldadas diretamente pela seleção natural **para** a função que desempenham hoje nos organismos que as possuem. Para estas últimas, Gould e Vrba reservam o termo 'adaptação'. Esses autores recomendam, ainda, que seja empregado o termo 'aptação' como um termo descritivo mais geral incluindo exaptação e adaptação como subcategorias. Desse modo, torna-se possível o reconhecimento da distinção crucial entre o processo de cooptação e de modelagem direta por seleção natural, na construção histórica das características (GOULD, 2002, p. 1233).

A motivação para a criação desta nova terminologia por Gould e Vrba (1982) esteve relacionada à identificação de dois problemas na biologia evolutiva, ambos tratados pelos autores como uma consequência do modo adaptacionista de compreender as mudanças evolutivas. Um dos problemas reside na ausência do devido reconhecimento da importância, no processo evolutivo, de fenômenos de mudança de função sem grandes rearranjos estruturais, ou de reaproveitamento funcional de estruturas já existentes. Outro problema diz respeito ao fato de o termo 'adaptação' ser empregado indistintamente para designar tanto "o produto", ou seja, uma característica com valor adaptativo, como o "processo" que deu origem àquele produto. O problema é que características igualmente relacionadas ao estado corrente de aptidão darwiniana dos organismos podem não ter origem em processos da mesma natureza. Como já discutimos, a forma de uma característica que tem hoje determinada funcionalidade pode ter sido originalmente resultante de processo de seleção natural para uma função totalmente diferente, ou pode não ter sido nem mesmo moldada pela seleção natural, mas constituir a herança de uma forma ancestral, ou um produto inevitável do modo como ocorre o desenvolvimento do organismo. Gould e Vrba propõem a distinção entre adaptação e exaptação para que não incorramos no risco de assumir que o uso corrente de uma característica poderia revelar, automaticamente, uma origem seletiva. Subjacente àquela distinção terminológica, encontra-se uma diferenciação entre o 'uso corrente' de uma característica e sua 'gênese histórica', ou seja, o processo que lhe deu origem.

Como reconhecem Gould e Vrba, estes problemas já haviam sido antecipados por Williams (1966) e mesmo por Darwin ([1859]1985). Williams defende vigorosamente a importância do conceito de adaptação na biologia evolutiva, mas recomenda cuidado quanto ao uso indiscriminado do mesmo, como se pudesse ser aplicado a toda e qualquer característica que tem um uso corrente. Ele restringe o domínio de aplicação desse conceito a casos em que possamos atribuir, com segurança, a origem do estado atual da característica a um longo período de seleção natural para a efetividade de seu uso. No trecho de *A origem das espécies* citado acima, Darwin, por sua vez, se opõe ao uso do termo 'adaptação' para a designação de estruturas que, mesmo tendo um uso importante nos organismos que as apresentam, não tenham sido moldadas pela seleção natural para esse uso, como as suturas dos crânios em mamíferos.

Darwin reconheceu, também, o papel desempenhado no processo evolutivo pelas mudanças de função de estruturas já existentes, tendo aludido a este fenômeno para solucionar o problema dos "estágios incipientes", colocado por St. George Mivart em sua crítica à eficiência da seleção natural. A questão posta consistia na dificuldade de explicar como estruturas incipientes poderiam ter utilidade e valor adaptativo suficientes para serem mantidas e aumentarem gradualmente de complexidade através da seleção natural. Por exemplo, argumentava-se que uma asa rudimentar não poderia oferecer um benefício aerodinâmico concebível, de modo que fosse favorecida e pudesse dar origem a uma asa completamente funcional, sob um regime lento de seleção natural para o voo.

Diante deste problema, Darwin argumentou que sequências evolutivas forjadas pela seleção natural apenas pressupõem continuidade no sucesso reprodutivo diferencial, e não continuidade numa única função. Assim, o estágio incipiente ou rudimentar da asa poderia ter desempenhado uma função diferente, tendo sido selecionada por essa razão. Eventualmente, essa proto-asa teria resultado em benefícios aerodinâmicos, relativos ao voo, e a função original teria então se modificado para a utilidade primariamente explorada pela maioria das aves atualmente (GOULD, 2002, p. 1223). Além de ter em vista o princípio de conversão de uma função em outra, Darwin usou o argumento da distinção entre 'uso corrente' e 'gênese histórica': não se pode tomar a função corrente como equivalente às razões para a origem histórica.

A noção de que o reaproveitamento de estruturas ocorre com grande frequência e chega a caracterizar a evolução está presente também no trabalho de François Jacob (1977). Antes mesmo da crítica ao adaptacionismo feita por Gould e Lewontin (1979), Jacob criticava a descrição adaptacionista do processo evolutivo como se este fosse um projeto de engenharia e propunha que a analogia mais adequada seria com a atividade de um funileiro, o qual, sem dispor de um projeto antecipadamente elaborado, dá aos materiais de que dispõe funções inesperadas, de modo a produzir um novo objeto funcional, através de um trabalho lento, que envolve pequenas e constantes modificações, bem como retoques incessantes. De modo semelhante, argumenta Jacob, a evolução produz novidades por meio de um processo de bricolagem, trabalhando em cima do que já existe, tanto atribuindo novas funções a um sistema como combinando mais de um sistema (que se tornam, então, subsistemas) para produzir um sistema mais complexo (JACOB, 1977, p. 1164).

Também tem sido argumentado que as exaptações não são acidentes fortuitos, meras coincidências, mas, com maior probabilidade, ocorrências regulares resultantes de processos sistemáticos (ANDREWS et. al., 2002). De acordo com a teoria da construção de nicho de Lewontin (2002, ver também LEVINS; LEWONTIN, 1985), os organismos estão constantemente criando novos nichos em consequência de suas próprias atividades. Um dos modos mais rápidos e viáveis pelos quais os organismos criam e exploram de forma adaptativa novos nichos é atribuindo novos usos a velhas estruturas. Aves, por exemplo, foram capazes de se mover para uma nova zona adaptativa, a exploração do ambiente aéreo, porque apresentavam estruturas que podiam ser exaptadas para o voo.

Gould e Vrba (1982) fazem questão de esclarecer que seu argumento não é anti-selecionista. O conceito de exaptação não exclui o de adaptação! Ao contrário, tanto características exaptadas podem ter se originado por seleção natural para outra função como a exaptação, muito frequentemente, vem seguida de adaptações secundárias: quando uma estrutura é cooptada para um novo uso, ela geralmente não se encontra bem ajustada a este novo papel; modificações que a tornem mais ajustada poderão ser selecionadas positivamente, dando origem a adaptações secundárias. Desse modo, eles propõem que a história de uma estrutura, ou de um comportamento complexo, pode

ser descrita como uma sequência de eventos de adaptação, exaptação e adaptações secundárias, como vimos no caso das penas.

Exaptações e adaptações podem ser distinguidas através da análise da relação entre mudanças adaptativas nas estruturas e nos comportamentos dos organismos de uma dada linhagem, por um lado, e mudanças nos regimes seletivos associados ao uso corrente daquelas estruturas e comportamentos, por outro lado. Se uma característica com maior valor adaptativo apareceu na história evolutiva de uma linhagem antes que um regime seletivo relevante para o uso corrente tenha se estabelecido, a característica não é uma adaptação, mas, provavelmente, uma exaptação para esse uso. Para que a característica seja uma adaptação, ela deve ter surgido no regime seletivo no qual exibe seu uso corrente, tendo sido favorecida por seleção natural naquele regime específico.⁹

7 A teoria neutra: evolução por deriva genética

Após a síntese evolucionista, foram desenvolvidas teorias evolutivas que não são baseadas na seleção natural e parecem capazes de explicar o surgimento de características geralmente atribuídas à seleção. Essas teorias também desempenham papel importante nas discussões sobre o adaptacionismo, uma vez que constituem alternativas às explicações adaptacionistas. Algumas delas se tornaram muito influentes, como a teoria neutra de evolução molecular, que discutiremos nesta seção.

Para um geneticista de populações, uma definição útil de evolução é a de que ela corresponde a mudanças de frequências alélicas ao longo do tempo. Quais processos biológicos poderiam explicar tais mudanças? Sem dúvida, a seleção natural é um desses processos, à medida que pode aumentar a frequência de alelos vantajosos ou diminuir a dos deletérios ao longo do tempo. Entretanto, desde a década de 1940, já havia sido desenvolvida uma teoria não seletiva capaz de explicar mudanças em frequências alélicas. Essas mudanças também podem ocorrer por deriva genética.

A deriva genética é definida como a mudança na frequência alélica de populações que resulta do processo de amostragem dos gametas (HARTL; CLARK, 2007). A lógica desse processo é simples: como novas gerações são formadas a partir das anteriores por um processo de “sorteio” de gametas (uma vez que pais e mães não podem escolher qual gameta será passado adiante), a composição genética de uma população muda entre gerações. Se uma população é pequena, poucos gametas precisam ser sorteados para compor a nova geração e aumentam, assim, as chances de haver mudanças substanciais nas frequências alélicas. É por isso que dizemos que a deriva genética é mais intensa em populações menores. Fisher e Sewall Wright desenvolveram, de modo rigoroso, o modelo matemático que descreve a mudança genética em populações sob deriva

⁹ Para maiores informações acerca de aspectos metodológicos e critérios de rigor na análise de adaptações, ver Rocha et. al. (2007). Para maior detalhamento acerca dos critérios de distinção entre exaptações e adaptações, ver Gould (2002).

genética. É nesse sentido que podemos dizer que, já na década de 1940, existia uma teoria de evolução por um mecanismo não seletivo.

Entretanto, o fato de existir um modelo teórico não implica que ele seja apoiado por evidências empíricas. Pelo contrário, até a década de 1960, a maior parte dos estudos empíricos feitos por geneticistas era interpretada à luz de teorias baseadas em seleção natural, seja aquela que previa a remoção de variantes prejudiciais (defendida pelo geneticista H. J. Müller), seja aquela que previa que a seleção atuava sobre as populações mantendo variantes favoráveis (teoria defendida pelo geneticista Theodosius Dobzhansky). Sob qualquer uma dessas perspectivas, havia explicações baseadas na seleção natural para a diversidade genética de populações naturais.

Uma importante ruptura com a visão de que a mudança evolutiva resulta, sobretudo, da ação da seleção natural — sendo, portanto, uma ruptura com o adaptacionismo — foi iniciada muito antes das críticas de Gould e Lewontin. Estamos nos referindo ao desenvolvimento, em 1968, da teoria neutra da evolução molecular, por Motoo Kimura. Sua proposta era de que a maior parte das diferenças que hoje observamos entre espécies, assim como da variação que vemos dentro de espécies, resulta do processo de deriva genética. Kimura considerava que as mutações, em sua maioria, não têm efeito fenotípico perceptível, ou seja, são neutras e, portanto, não são alvo da seleção natural. Isso implica que a maioria das mutações tem seu destino governado pela deriva genética. A deriva é um processo aleatório, de modo que o destino de uma mutação individual é imprevisível. Mas a teoria da genética de populações permite prever que o destino de uma mutação é ser perdida na população, ou subir de frequência a ponto de ser carregada por todos os indivíduos, caso em que dizemos que ela foi “fixada”. À medida que duas espécies divergem, diferentes mutações surgem e são fixadas em cada uma, resultando num acúmulo de diferenças genéticas.

A ideia de que a deriva genética opera no mundo natural não era nova. O que Kimura fez foi argumentar que esse mecanismo era muito comum e explicava a maior parte das diferenças entre espécies. Isso conduziu a uma controvérsia entre selecionistas, de um lado, para os quais a maior parte das diferenças entre espécies resultaria da seleção natural, e neutralistas, de outro lado, para os quais elas resultariam da deriva genética.

Kimura construiu sua teoria com base em várias linhas de argumentação. Em primeiro lugar, os estudos moleculares que estavam sendo realizados na década de 1960 permitiam calcular taxas de evolução molecular (ou seja, quantas mudanças em sequências proteicas ocorriam por ano, à medida que as espécies divergiam). Desde a década de 1940, Haldane havia calculado que havia um “limite” para a taxa de evolução, que, para ele, não poderia ser superado. Esse limite era ditado pelo “custo da seleção” ou “carga genética”. Havia um custo de seleção porque, para que um alelo vantajoso se tornasse comum, seria necessário que aqueles indivíduos que o possuem se reproduzissem mais do que os que não o possuem. Taxas altas de mudança evolutiva implicam, essencialmente, que quase toda a reprodução é feita pelos portadores dos alelos vanta-

josos, enquanto os portadores dos alelos menos vantajosos praticamente não deixam descendentes. Na prática, há um limite para isso, argumentava Haldane: se poucos indivíduos se reproduzem e a vasta maioria não deixa prole, a população como um todo se torna suscetível de extinção, na medida em que a morte de um dos poucos indivíduos nos quais toda a reprodução está concentrada pode implicar o final daquela linhagem evolutiva. Uma forma de conciliar a elevada taxa de evolução com o impedimento imposto pelo “custo da seleção” é simplesmente supor que a seleção não atua: mutações ocorrem e se fixam por deriva, sem que haja necessidade de indivíduos menos aptos serem ceifados pela seleção, eliminando o problema do “custo da seleção”.

Outra linha de argumentação vinha da relativa constância das taxas de substituição. Kimura mostrou que um mesmo gene tende a acumular diferenças de modo relativamente constante. Quanto mais tempo passa, mais mutações se acumulam. Ele pôde quantificar esse efeito comparando o grau de diferenciação entre genes presentes em vários pares de espécies, para as quais o registro fóssil permitia quantificar o tempo de divergência. Tal linearidade entre o tempo de divergência e o acúmulo de mutações só era esperado sob evolução por deriva, uma vez que as taxas de mudança sob seleção dependem da intensidade de seleção e também dos tamanhos populacionais. Esses fatores dificilmente se conservam constantes em grandes escalas de tempo e, portanto, levariam a “oscilações” nas taxas de evolução (KIMURA; OHTA, 1971).

Não resta dúvida de que a visão de Kimura representava uma alternativa à visão seletcionista. Em suas próprias palavras:

A teoria da mutação neutra-deriva aleatória nos permite fazer uma série de previsões quantitativas e qualitativas por meio das quais a teoria pode ser testada. Nós esperamos que, através desse processo, sejamos capazes de adquirir uma compreensão mais profunda do mecanismo de evolução no nível molecular e sejamos emancipados do pan-selecionismo ingênuo (KIMURA; OHTA, 1971, p. 469).

Na referência de Kimura e Ohta a um pan-selecionismo, podemos ver alguma semelhança com a crítica dirigida por Gould e Lewontin ao adaptacionismo. Isso indica que, entre as décadas de 1960 e 1970, o modo como a teoria sintética explicava a evolução biológica, dando uma primazia quase que completa à seleção natural, causava desconforto em pesquisadores de diferentes áreas e tendências teóricas da biologia. O próprio título de um influente artigo publicado por King e Jukes em 1969, “Non-darwinian evolution”, mostra que ganhava importância, naquela época, uma visão de mundo de acordo com a qual haveria um importante componente não seletivo na evolução. Muito da pesquisa da genética evolutiva nas décadas seguintes foi dominada pela seguinte questão: a maioria das diferenças genéticas entre espécies resulta da seleção sobre mutações favoráveis, ou do acúmulo de diferenças resultantes da deriva genética, levando à fixação de mutações neutras?

7.1 O legado da teoria neutra de evolução molecular

A teoria neutra representava um modo profundamente diferente de compreender como as diferenças genéticas entre as espécies se acumulam com o passar do tempo e suas previsões acabaram norteando muito da pesquisa feita na biologia evolutiva desde a década de 1970 até os dias atuais. Mesmo os estudos que vieram a desafiar a teoria neutra, favorecendo interpretações que davam maior ênfase à seleção natural, dependiam de modo fundamental da teoria neutra. Afinal, ela oferecia um arcabouço quantitativo sólido, que permitia formular testes em bases estatísticas. Se era possível sondar a importância da seleção na evolução, isso se devia à possibilidade de confrontar os dados genéticos com o que era esperado, segundo a teoria neutra. Nos casos em que esta não era capaz de explicar os dados, interpretações seletivas ganhavam importância. Foi justamente esse papel metodológico norteador que a teoria neutra desempenhou que levou Marty Kreitman a proclamar em 1996: “a teoria neutra está morta. Vida longa à teoria neutra”. Essa frase era sua forma de expressar a ideia de que, por mais que a teoria neutra tivesse sofrido importantes golpes, como veremos a seguir, ela tinha dado um importante impulso para o estudo da evolução no nível molecular. Mas, afinal, por que se proclamava que a teoria neutra estava morta?

A teoria neutra fazia previsões quantitativas muito claras sobre como o acúmulo de diferenças genéticas entre espécies deveria ocorrer no tempo, e também sobre os níveis de variabilidade que se esperaria encontrar em populações. Estudos empíricos feitos desde a década de 1970 permitiram, então, que ela fosse testada, revelando discrepâncias importantes entre os dados observados e as expectativas da teoria neutra. Em primeiro lugar, descobriu-se que o relógio molecular, uma expectativa da teoria neutra, não parecia ser apoiado pelos dados. O relógio molecular é o termo usado para descrever a constância com que se dá o acúmulo de diferenças genéticas entre espécies; quanto maior o tempo desde a separação de duas espécies, maior será o número de diferenças entre elas. Kimura (1968) havia demonstrado que se as taxas de mutação forem relativamente constantes ao longo do tempo — algo razoável de se aceitar — então o acúmulo de diferenças para as mutações que não são selecionadas (as mutações neutras) se daria de forma constante ao longo do tempo. Esse cenário difere muito daquele esperado para um gene selecionado, que acumularia mudanças em taxas diferentes, dependendo da intensidade e do tipo de seleção que estivesse operando. Dessa forma, uma constância na taxa de mudanças genéticas seria uma evidência empírica a favor da teoria neutra. Porém, a comparação do número de diferenças genéticas entre vários pares de espécies revelou que o relógio molecular não era tão constante quanto se supunha; ele “oscilava” mais do que um neutralista esperaria, possivelmente como consequência de variações nos regimes de seleção ao longo do tempo (KREITMAN, 1996). Além disso, a variabilidade genética encontrada dentro de populações se revelou diferente daquela esperada pela teoria neutra, que previa altos níveis de polimorfismos em organismos com grandes

tamanhos populacionais. Porém, drosófilas e humanos (cujos tamanhos populacionais diferem dramaticamente, com as primeiras possuindo populações muito maiores) não apresentavam diferenças nos níveis de polimorfismos que se mostrassem proporcionais a essa diferença de tamanho populacional.

Essa dificuldade foi acomodada com o desenvolvimento de uma variante da teoria neutra, a teoria “quase neutra”, formulada em um trabalho de uma aluna de Kimura, Tomoko Ohta (OHTA, 1973). A diferença fundamental era que, enquanto a teoria neutra implica que a maior parte das mudanças evolutivas resultaria dos efeitos da deriva sobre mutações neutras, para a versão “quase neutra” da teoria, haveria uma grande classe de mutações com coeficientes de seleção muito baixos.

Essa distinção, apesar de sutil, possui grande importância. Para entender por que esse novo modelo de evolução se mostrou tão influente, vamos considerar as consequências das diferenças entre os modelos de evolução neutra e quase neutra. Kimura havia mostrado que, para mutações neutras, o acúmulo de diferenças ocorria sob taxas constantes, que não são influenciadas pelo tamanho das populações. Já a variação dentro de uma espécie, argumentava ele, dependia do seu tamanho populacional. Para dar um exemplo: a taxa de acúmulo de diferenças entre humanos e chimpanzés deveria ser igual à taxa de acúmulo de diferenças entre humanos e camundongos, por mais que os tamanhos populacionais das espécies envolvidas fossem diferentes. Já a diversidade encontrada dentro de cada uma dessas espécies deveria ser diferente, com maior variabilidade nos camundongos, que possuem tamanhos populacionais maiores. Estas eram as previsões do modelo neutro.

As previsões do modelo quase neutro são diferentes. Para entender isso, temos que nos lembrar que a evolução resulta da interação de vários processos evolutivos, entre eles, a deriva genética e a seleção natural. Qual é o saldo final de mudança quando esses dois fatores atuam ao mesmo tempo? Geneticistas de populações já haviam mostrado que, em populações pequenas, a taxa de deriva genética é maior (ou seja, há maior mudança entre gerações, mesmo sem a ação de seleção). Portanto, uma mutação que possui um pequeno efeito (isto é, que altera apenas sutilmente a chance de sobrevivência e reprodução de seu portador) terá destinos diferentes em populações pequenas ou grandes. Numa população pequena, há muita deriva, implicando que a chance de esta mutação ser ou não passada para a geração seguinte dependerá mais do “sorteio” na formação da nova geração, do que dos efeitos seletivos que ela acarreta. Já a mesma mutação, numa população grande, se tornará mais ou menos comum em função de seu efeito seletivo. Isso ocorre porque, na população grande, há menos deriva, e o principal fator evolutivo que muda a composição da população entre gerações passa a ser a seleção, e não a deriva genética. Temos, portanto, uma teoria que faz previsões diferentes sobre como a evolução se processa em populações grandes ou pequenas: nas primeiras, a seleção molda a variação; nas últimas, predomina a deriva. Essa distinção explica importantes aspectos da variação no mundo natural e — assim

como nas discussões sobre o papel da adaptação no mundo vivo, das quais tratamos na primeira parte deste capítulo —, coloca de modo plausível limites para o poder explicativo da seleção natural. Vários resultados empíricos se encaixam melhor no modelo quase neutro do que no neutro. Por exemplo, o fato de drosófilas possuírem níveis de polimorfismos semelhantes aos de humanos faz sentido: se muitas mutações são fracamente deletérias, nas populações de moscas elas serão removidas pela seleção (porque o efeito da deriva é menor), enquanto em humanos elas poderão persistir ou não, a depender do resultado do “sorteio” que caracteriza o processo de deriva. Essa maior eficácia da seleção contra mutações deletérias em populações grandes faz com que a remoção de variação ocorra nelas de modo proporcionalmente mais intenso, aproximando assim os níveis de variabilidade das duas espécies.

8 Uma teoria pluralista da evolução molecular

Seja no modelo neutro ou no quase neutro, há grande ênfase em como a seleção remove mutações deletérias. As mutações vantajosas, que são favorecidas pela seleção natural (neste caso, chamada de “seleção positiva”), são geralmente tratadas como sendo relativamente raras. Mas sem a seleção positiva favorecendo mutações que aumentem a aptidão darwiniana, não há processo de adaptação, que, no nível molecular, pode ser definido como o aumento de frequência de mutações que aumentam a aptidão de seu portador. Será mesmo correto dizer que a seleção positiva é tão rara?

Para os neutralistas, a seleção positiva existe e ela, de fato, explica adaptações, mas seria rara. Kimura não pretendia negar que características adaptativas poderiam ser produto da seleção natural; porém, para ele, tais mudanças eram a “ponta do iceberg”. Mais abundantes eram as muitas mudanças evolutivas neutras, resultantes da fixação por deriva genética. Essa forma de apresentar o raciocínio de Kimura mostra que o debate sobre como se dá a evolução molecular pode ser resolvido quantificando-se a fração das diferenças entre espécies:

- (1) que são neutras (resultado de deriva);
- (2) que são fracamente selecionadas (diferenças sujeitas à seleção, porém dependentes do tamanho populacional);
- (3) que são adaptativas (diferenças fixadas numa espécie graças às vantagens que trazem).

Um neutralista argumentaria que todos os tipos de mudança evolutiva ocorrem; porém, as diferenças neutras são muito mais comuns. Um selecionista argumentaria que as diferenças que resultam de seleção positiva são mais comuns do que previsto por um neutralista.

Sem dúvida, há diferenças entre as espécies que resultam de deriva, e outras que resultam de seleção. Mas quais as proporções de cada uma? O explosivo acúmulo de dados genéticos, resultantes de muitos sequenciamentos de genomas, aliado a uma sofisticação dos métodos analíticos, permitiu buscar respostas para essa questão.

A quantificação da fração das diferenças entre espécies que resulta de deriva genética e de seleção positiva pode ser feita comparando o grau de variabilidade dentro das espécies com aquele entre espécies diferentes. Os métodos se baseiam no fato de que mutações podem ser classificadas em diferentes classes funcionais (aquelas que alteram as proteínas e aquelas que não as alteram). A premissa da abordagem é que, se apenas a deriva genética explica as diferenças entre as espécies e a variabilidade dentro delas, a razão entre as mutações desses diferentes tipos funcionais será semelhante entre as espécies e dentro de cada uma delas. Porém, caso a seleção natural tenha favorecido uma série de mutações adaptativas à medida que as espécies divergiram, isso resultará num aumento das mutações que alteram as proteínas entre as espécies (ver EYRE-WALKER, 2006, para uma revisão dos aspectos quantitativos dessa abordagem). Para nós, o que importa é que esse método permite fazer estimativas quantitativas da fração das diferenças entre pares de espécies que resultam de deriva, assim como da fração que resulta de seleção.

Os resultados não são simples de interpretar, porque há nuances metodológicas que influem nos valores obtidos, mas eles permitiram, de qualquer modo, a visualização de alguns padrões gerais. Em primeiro lugar, comparações entre humanos e chimpanzés revelam que a evolução neutra predomina: a maior parte das diferenças entre as proteínas dessas duas espécies resulta de deriva, enquanto uma fração entre 5-35% parece ter sido selecionada. Ainda serão necessários muitos estudos para reduzir o grau de incerteza dessa estimativa, mas o resultado deixa claro que a deriva teve um papel importante na diferenciação entre essas duas espécies. Em segundo lugar, descobriu-se que o resultado mudava drasticamente quando outros pares de espécies eram examinados. Por exemplo, numa comparação entre *Drosophila simulans* e *Drosophila melanogaster*, praticamente metade das diferenças em proteínas parecia ser resultado de seleção positiva. Para as moscas das frutas, a seleção parece ter sido mais importante na geração de diferenças moleculares do que nos grandes primatas. A genética de populações oferece uma boa explicação para esse padrão: primatas possuem tamanhos populacionais menores do que as moscas, de modo que a deriva genética é mais intensa. Consequentemente, o efeito da deriva se torna proporcionalmente mais importante do que o da seleção. Já nas moscas, nas quais a deriva é menor, a seleção tem um efeito proporcionalmente maior.

Como é comum na biologia evolutiva, e, de modo geral, nas ciências, modelos extremos (o selecionista e o neutralista) cederam espaço a uma visão mais plural. Além disso, os mecanismos microevolutivos que predominam em cada espécie podem ser diferentes, em decorrência de características demográficas, como o tamanho populacional.

9 A evolução por deriva genética explica a evolução da complexidade?

A discussão anterior mostra que não há uma resposta simples para a questão: a evolução é predominantemente seletiva ou resulta de deriva genética? A resposta que parece estar emergindo é que os dois processos atuam conjuntamente e que sua importância relativa varia entre grupos taxonômicos, possivelmente em função de seus tamanhos populacionais.

Entretanto, se nos ativermos aos grupos nos quais a importância da deriva está bem documentada, como é o caso da nossa linhagem, cabe a pergunta: o que ganhamos, em termos de compreensão das mudanças evolutivas, aceitando o fato de que a maior parte das diferenças entre humanos e chimpanzés resulta de deriva genética? Será que as diferenças que são “interessantes” para os biólogos, aquelas que explicam as diferenças fenotípicas entre as espécies, não seriam o verdadeiro objeto de estudo de um evolucionista molecular? Não seriam as mudanças evolutivas que resultam de deriva um “ruído” que ofusca a compreensão de quais mudanças são realmente importantes para compreendermos como se dá, efetivamente, a evolução? Esta seria uma visão selecionista, que reconheceria a importância quantitativa da deriva para a mudança evolutiva, mas relegaria a um segundo plano sua contribuição como mecanismo capaz de explicar aspectos interessantes da evolução. Ela também se aproxima, contudo, de um adaptacionismo explanatório *a la* Dawkins e Dennett, enfrentando o mesmo desafio no que diz respeito à impossibilidade de se definir objetivamente qual o problema mais interessante ou relevante para os biólogos evolutivos.

Essa “sedução” pela busca das diferenças genéticas entre espécies que são funcionalmente importantes, e que foram alvos de seleção positiva, tem mobilizado grande parte da literatura atual sobre evolução (e.g., HARRIS; MEYER, 2006). Sob essa ótica, investigar o modo como a seleção positiva moldou as diferenças entre as espécies seria o caminho para compreender como ocorreram as grandes mudanças na árvore da vida. Assim, mesmo reconhecendo a importância da deriva, haveria uma ênfase nas mudanças selecionadas. Isso nos leva à próxima seção, na qual discutiremos como estudos genômicos estão desafiando essa postura selecionista no estudo da evolução molecular, permitindo argumentar que a deriva genética é essencial para explicar algumas transições marcantes entre organismos com diferentes graus de complexidade na história da vida na Terra.

9.1 Uma explicação não-adaptativa para a evolução da complexidade genômica

Há imensa diversidade morfológica nos seres vivos, que variam em tamanho, número e diversidade de células, tipos de tecidos, entre outros atributos. A diversidade

biológica não está restrita, contudo, a características fenotípicas. Os genomas dos seres vivos também apresentam marcante variação, com uma imensa diversidade nos seus tamanhos, números de genes, e na fração total do genoma que codifica proteínas. Além disso, há grandes diferenças na forma como o material genético que codifica proteínas está organizado em diferentes espécies. Nos eucariotos, é comum haver íntrons na porção codificadora dos genes, enquanto esses elementos estão ausentes da maioria dos procariotos. Tem sido perguntado, há tempos, se há uma correlação entre as características morfológicas das espécies e propriedades dos seus genomas. Seres vivos maiores, com um número maior de tipos celulares, seriam também aqueles com um maior número de genes e com genomas mais “complexos”?

Uma resposta comum para essa pergunta é que não há correlação entre tamanho do genoma e medidas de complexidade morfológica. Um exemplo recorrente são as salamandras, que morfológicamente não são mais complexas do que nós, mas cujos genomas são substancialmente maiores. Porém, um exame atento de conjuntos maiores de dados, dando-se ênfase a tendências gerais (em vez de exemplos particulares), mostra que há sim uma correlação. Genomas de vírus eucarióticos e de bacteriófagos, assim como de procariotos, são os menores que existem, seguidos pelos genomas de eucariotos unicelulares e, então, pelos de animais e plantas (LYNCH, 2007). Há também importantes diferenças entre esses grupos no que diz respeito ao tipo de material genético que constitui o genoma. Em animais e plantas, os genomas estão repletos de íntrons e sequências não codificadoras, enquanto uma porção pequena do genoma codifica proteínas. Essa situação se inverte drasticamente nos organismos com genomas menores: neles, há pouco material não codificador, íntrons em geral estão ausentes e o genoma é quase inteiramente coberto por sequências que são transcritas para originar proteínas. De modo geral, podemos dizer que há um espectro de variação, que vai desde genomas pequenos e compactos, nos quais todo espaço disponível é importante funcionalmente, até genomas grandes e dispendiosos, nos quais há uma imensa quantidade de DNA que não tem função conhecida (não se podendo perder de vista, claro, que na medida em que nosso conhecimento sobre o genoma aumenta, mais e mais sequências de DNA que considerávamos desprovidas de função terminam por se mostrarem funcionais).

Um desafio adicional para o evolucionista é explicar não só a variação nos tamanhos de genoma, mas também as diferenças em suas composições. É tentador contemplar as diferenças genômicas e atribuir-lhes uma explicação adaptativa. Isso foi feito por Cavalier-Smith (1978), que partiu da premissa de que organismos multicelulares geralmente possuem as maiores células conhecidas. A seguir, argumentou que, para viabilizar uma célula grande, era necessário um núcleo grande. A ideia dessa necessidade era baseada numa curiosa argumentação: para sustentar o metabolismo de uma célula grande, era necessário um trânsito intenso entre núcleo e citoplasma, permitindo a síntese de proteínas num ritmo elevado. Para permitir esse trânsito intenso, era necessário, por sua vez, um núcleo grande, que proporcionaria uma área de poros

maior entre os dois compartimentos celulares. Uma vez que o tamanho do núcleo é, em certa medida, relacionado ao tamanho do genoma, um aumento do genoma poderia ter sido selecionado porque levaria a um aumento do núcleo e, conseqüentemente, a um maior trânsito de transcritos, que seria uma característica vantajosa. Essa é uma teoria adaptacionista para explicar o tamanho do genoma, que tem todas as características de uma estorieta (*just-so story*) mantida apenas por sua plausibilidade diante de uma explicação seletiva, tal como criticam Gould e Lewontin (1979).

Contudo, independentemente do mérito dessa teoria em particular, o que nos interessa aqui é exemplificar que, diante de uma característica biológica, um possível caminho investigativo consiste em propor uma explicação baseada em seleção natural. Contudo, essa explicação deve ser testada e o grande problema aqui é que a explicação acima é difícil de testar. Além disso, há diversas alternativas mais plausíveis, como veremos a seguir.

Há também interpretações adaptacionistas para a presença de íntrons em genomas de eucariotos. Genes com exons separados por íntrons permitem que múltiplas proteínas sejam formadas a partir de um mesmo trecho de DNA genômico, dependendo de quais dos exons são unidos no transcrito maduro, através de *splicing* alternativo. Supondo que essa versatilidade seja adaptativa, haveria seleção favorecendo o acúmulo de íntrons nos genomas. Um argumento adicional, distinto do anterior, foi usado para defender o valor adaptativo dos íntrons. Comeron e Kreitman (2000) observaram que íntrons longos são mais comuns em regiões do genoma em que há baixas taxas de recombinação meiótica. Uma vez que a recombinação é um mecanismo capaz de “depurar” o genoma de mutações, regiões de baixa recombinação seriam mais suscetíveis ao acúmulo de mutações deletérias e, portanto, mais beneficiadas caso houvesse um aumento na taxa de recombinação. Íntrons maiores representam uma forma de aumentar esse efeito, porque aumentam a oportunidade de recombinação entre as diferentes porções de um gene. Novamente, diante de uma característica genômica, uma explicação adaptacionista pôde ser oferecida.

Os argumentos apresentados acima sugerem que características dos genomas de organismos grandes e complexos, tais como a abundância de íntrons e elevado tamanho genômico, são resultados da seleção natural. Entretanto, antes de aceitar tais explicações seletivas, é interessante considerar se há mecanismos não-seletivos capazes de explicar o surgimento dessas características.

Uma forte linha de argumentação, sustentando teorias não-adaptacionistas para explicar a origem da “complexidade genômica” (incluindo-se aí o aumento do tamanho dos genomas e a proliferação de íntrons), vem sendo desenvolvida pelo biólogo Michael Lynch (2007). Sua lógica se baseia nos mesmos conceitos que sustentam os argumentos de Ohta, a respeito do modelo “quase neutro”: nas espécies em que as populações são pequenas, há muita deriva genética (isto é, mudança de frequências alélicas entre gerações, independente da seleção). Conseqüentemente, mudanças não-seletivas são

comuns. Já para os casos de espécies com tamanhos populacionais grandes, as novas gerações têm frequências alélicas semelhantes às ancestrais (pelo simples fato das novas populações serem resultado de grandes amostras da anterior, reduzindo os desvios de frequências entre gerações). Nesse caso, há pouca mudança por deriva e o modelo prevê que a seleção natural terá um papel preponderante nas mudanças de frequências alélicas entre gerações.

Lynch, inicialmente, nota que os organismos que possuem genomas grandes e complexos são justamente aqueles que possuem tamanhos populacionais pequenos. Por exemplo, a nossa espécie possui tamanhos populacionais drasticamente menores do que o de bactérias, e nossos genomas são pelo menos quatro ordens de grandeza maiores. Essa relação pode ser compreendida à luz da interação entre deriva e seleção. Se assumirmos que a maior parte dos eventos de alteração do genoma são prejudiciais, podemos imaginar que essas mudanças serão eliminadas das populações de bactérias, cujos grandes tamanhos populacionais garantem que os efeitos da seleção irão predominar. Já em espécies como a nossa, nas quais os efeitos da deriva genética predominam, as mudanças — mesmo que prejudiciais — têm uma chance maior de persistir, pois as mudanças genéticas não-seletivas são mais intensas. Dessa forma, eventos como a proliferação de íntrons e o aumento do genoma através da disseminação de elementos transponíveis (elementos genéticos que têm a capacidade de “pular” entre locais do genoma) não são “rigidamente rejeitados” (para usar as palavras de Darwin), tal como os são em populações de bactérias.

A consequência é que a linhagem evolutiva de bactérias será refém de seu próprio tamanho populacional, que gera uma eficácia no processo de seleção natural que virtualmente impossibilita substanciais mudanças genéticas, pois essas possuem uma grande chance de serem prejudiciais (afinal, a proliferação de íntrons e a expansão do genoma, em primeira instância, representam um ônus adicional em termos de quantidade de material genético a ser mantido e duplicado para a divisão celular). Já as espécies de tamanho populacional pequeno incorporam, com maior facilidade, essas novidades em seus genomas, mesmo que sejam deletérias. Assim, seus genomas podem se tornar maiores e mais complexos, apesar dessa complexidade não ser produto da seleção natural: pelo contrário, ela resulta do acúmulo passivo de mudanças não-adaptativas.

Há boas evidências de que essa interpretação do processo evolutivo está correta. Vários estudos mostram que espécies com tamanhos populacionais grandes são, de fato, menos tolerantes a inovações que piorem seus genomas. Além disso, as mudanças que aumentaram a complexidade genômica são muitas vezes alterações que, num passo inicial, tinham todas as características de ser uma “piora”, e seria difícil compreender sua origem pensando apenas na seleção natural.

Processos não-seletivos parecem estar associados à origem da complexidade genômica, mas isso não significa que a complexidade não tenha, posteriormente, sido alvo da seleção natural. Especificamente, é muito provável que a complexidade incipiente

tenha sido cooptada para a realização de novas funções, sendo o *splicing* alternativo um bom exemplo. Assim, vemo-nos diante de um caso de exaptação molecular: características que contribuem para a complexidade genômica se originaram por processos não-seletivos. Porém, uma vez presentes, tornaram-se alvos da seleção natural e desempenharam um papel importantíssimo no aumento da complexidade dos organismos daquela linhagem (LYNCH, 2007).

10 Conclusão

Neste capítulo, exploramos dois caminhos por meio dos quais explicações evolutivas de caráter adaptacionista, baseadas somente na seleção natural, têm sido discutidas na biologia evolutiva. De um lado, tratamos da crítica ao adaptacionismo de Gould e Lewontin (1979) e mostramos como ela abriu uma frente de investigação muito fértil sobre as possibilidades e limites das explicações seletivas na compreensão dos processos evolutivos. O saldo é positivo: hoje, temos uma visão muito mais refinada da variedade de posições adaptacionistas, do próprio conceito de adaptação, bem como do poder e dos limites das explicações seletivas. De outro lado, examinamos os debates entre neutralistas e selecionistas, resultantes da proposição da teoria neutra da evolução molecular por Kimura (1968). Mais uma vez, os programas de pesquisa provocados por esses debates levaram a resultados interessantes, resultando numa compreensão mais sofisticada do papel e da importância relativa da deriva e da seleção natural na evolução de linhagens específicas, assim como de sua dependência em relação a outros fatores, como os tamanhos populacionais. Por fim, discutimos os avanços nas discussões sobre explicações adaptativas e não-adaptativas da complexidade genômica.

Ao fim e ao cabo, o que podemos dizer, então, sobre o estatuto do adaptacionismo na biologia atual? O fato de a seleção natural não explicar tudo que vemos no mundo natural não diminui, de modo algum, sua importância. A cuidadosa ponderação dos papéis de diferentes processos, lado a lado com a seleção natural, longe de enfraquecer, apenas reforça a importância do estudo das adaptações. Isso porque, em vez de apenas assumirmos que a seleção natural atuou para preservar ou eliminar certa característica, podemos testar uma diversidade de explicações possíveis e, assim, conseguir um conhecimento mais confiável acerca do processo evolutivo em questão. Podemos comparar o mérito das explicações adaptacionistas e de outras formas legítimas de explicar as características dos seres vivos. Podemos concluir, enfim, que a pergunta ‘Como a seleção natural contribui para explicar a existência desta característica?’ é, de uma perspectiva metodológica, perfeitamente aceitável para alguém que quer estudar a natureza. Mas ela só poderá ser perseguida com sucesso se o investigador permanecer atento a uma diversidade de explicações alternativas para a existência da característica, desde a de que ela existe porque a seleção natural a favoreceu diretamente, até a de que sua presença resulta de deriva. Se essas alternativas forem consideradas, a verdadeira com-

plexidade do processo evolutivo estará sendo estudada e a seleção natural, a deriva, as restrições históricas, estruturais, desenvolvimentais etc. poderão ter suas contribuições examinadas e caminharremos para modelos evolutivos com maior poder explicativo.

Referências bibliográficas

AMUNDSON, R. Historical development of the concept of adaptation. In: ROSE, M. R.; LAUDER, G. V. (Ed.). *Adaptation*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 11-54.

ANDREWS, P. W.; GANGESTAD, S. W.; MATTHEWS, D. Adaptationism: how to carry out an exaptationist program. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 25, n. 4, p. 489-504, Aug. 2002.

BOWLER, P. J. *Evolution: the history of an idea*. 3rd ed. Berkeley: University of California Press, 2003.

BOWLER, P. J. *The eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore: John Hopkins University Press, 1992.

BRANDON, R. N.; RAUSHER, M. D. Testing adaptationism: a comment on Orzack and Sober. *The American Naturalist*, v. 148, n. 1, p. 189-201, Jul. 1996.

CAPONI, G. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*, v. 4, n. 1, p. 9-43, jan./mar. 2006.

CAPONI, G. O darwinismo e seu outro: a teoria transformacional da evolução. *Scientiae Studia*, v. 3, n. 2, p. 233-242, abr./jun. 2005.

CAVALIER-SMITH, T. Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA C-value paradox. *Journal of Cell Science*, v. 34, p. 247-278, Dec. 1978.

COMERON, J. M.; KREITMAN, M. The correlation between intron length and recombination in drosophila: dynamic equilibrium between mutational and selective forces. *Genetics*, v. 156, n. 3, p. 1175-1190, Nov. 2000.

DARWIN, C. *Origem das espécies*. Belo Horizonte: Itatiaia, 1985. 366 p. Publicado originalmente em 1859.

DAWKINS, R. *The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a universe without design*. New York: Norton, 1996.

DENNETT, D. C. *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*. New York: Simon & Schuster, 1995.

- DOOLITTLE, W. F.; BAPTESTE, E. Pattern pluralism and the tree of life hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 104, n. 7, p. 2043-2049, Feb. 2007.
- ELENA, S. F.; LENSKI, R. E. Microbial genetics: evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation. *Nature Reviews: genetics*, v. 4, n. 6, p. 457-469, jun. 2003.
- EYRE-WALKER, A. The genomic rate of adaptive evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 21, n. 10, p. 569-575, Oct. 2006.
- FUTUYMA, D. *Evolutionary biology*. 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- FUTUYMA, D. J. *Biologia evolutiva*. 2. ed. Ribeirão Preto: SBG/CNPq, 1992.
- GINNOBILI, S.; BLANCO, D. Gould y Lewontin contra el programa adaptacionista: elucidación de críticas. *Scientiae Studia*, v. 5, n. 1, p. 35-48, jan./mar. 2007.
- GODFREY-SMITH, P. adaptationism and the power of selection. *Biology and Philosophy*, v.14, n. 2, p. 181-194, Apr. 1999.
- GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism. In: ORZACK, S. H.; SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 335-357.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2002.
- GOULD, S. J.; LEWONTIN, R. C. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of The Royal Society B: biological sciences*, v. 205, n. 1161, p. 581-598, Sept. 1979.
- GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, v. 8, n. 1, p. 4-15, Jan. 1982.
- GRANT, P. R.; GRANT, B. R. Predicting microevolutionary response to directional selection on heritable variation. *Evolution*, v. 49, n. 2, p. 241-251, 1995.
- GRANT, P. R.; GRANT, B. R. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, v. 296, n. 5568, p. 707-711, Apr. 2002.
- HARRIS, E. E.; MEYER, D. The molecular signature of selection underlying human adaptations. *American Journal of Physical Anthropology*, Suppl. 43, p. 89-130, 2006.
- HARTL, D. L.; CLARK, A. G. *Principles of population genetics*. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.

- HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T. An introduction to microevolution: rate, pattern, process. *Genetica*, v. 112-113, p. 1-8, 2001.
- JACOB, F. Evolution and tinkering. *Science*, v. 196, n. 4295, p. 1161-1166, Jun. 1977.
- KIMURA, M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, v. 217, n. 5129, p. 624-626, Feb. 1968.
- KIMURA, M.; OTA, T. Protein polymorphism as a phase of molecular evolution. *Nature*, v. 229, n. 5285, p. 467-469, Feb. 1971.
- KING, J. L.; JUKES, T. H. Non-Darwinian evolution. *Science*, v. 164, n. 3881, p. 788-798, May 1969.
- KREITMAN, M. The neutral theory is dead: long live the neutral theory. *Bioessays*, v. 18, n. 8, p. 678-683, Aug. 1996.
- KRUUK, H. *The spotted hyena: a study of predation and social behavior*. Chicago: University of Chicago Press, 1972.
- 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.
- LAUDER, G. V. Historical biology and the problem of design. In: ALLEN, C.; BEKOFF, M.; LAUDER, G. V. (Ed.). *Nature's purposes: analyses of function and design in biology*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology, 1998. p. 507-518.
- LEVINS, R.; LEWONTIN, R. *The dialectical biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.
- LEWONTIN, R. C. *A tripla hélice: gene, organismo e ambiente*. São Paulo: Companhia das Letras, 2002.
- LEWONTIN, R. C. Adaptation. *Scientific American*, v. 239, n. 3, p. 212-222, Nov. 1978.
- LEWONTIN, R. C. Genes, ambiente e organismos. In: SILVERS, R. B. (Org.). *Histórias esquecidas da ciência*. São Paulo: Paz e Terra, 1997. p. 93-110.
- LYNCH, M. *The origins of genome architecture*. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.
- MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press, 1982.
- MAYR, E. *Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Cambridge: Harvard University Press, 1988.

- MEYER, D.; EL-HANI, C. N. Evolução. In: EL-HANI, C. N.; VIDEIRA, A. A. P. (Org.). *O que é vida afinal? Para entender a biologia do século XXI*. Rio de Janeiro: Relume Dumará, 2000. p 153-185.
- MEYER, D.; EL-HANI, C. N. *Evolução: o sentido da biologia*. São Paulo: UNESP, 2005.
- MULLER, M. N.; WRANGHAM, R. Sexual mimicry in hyenas. *The Quarterly Review of Biology*, v. 77, n. 1, p. 3-16, Mar. 2002.
- ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- OHTA, T. Slightly deleterious mutant substitutions in evolution. *Nature*, v. 246, n. 5428, p. 96-98, Nov. 1973.
- ORZACK, S. H; SOBER, E. Optimality models and the test of adaptationism. *The American Naturalist*, v. 143, n. 3, p. 361-380, Mar. 1994.
- OSPOVAT, D. *The development of Darwin's theory: natural history, natural theology, and natural selection, 1838-1859*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- PIGLIUCCI, M.; KAPLAN, M. The fall and rise of Dr. Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends in Ecology and Evolution*, v.15, n. 2, p.66-70, Feb. 2000.
- RACEY, P. A.; SKINNER, J. C. Endocrine aspects of sexual mimicry in spotted hyenas *Crocuta crocuta*. *Journal of Zoology*, v. 187, n. 3, p. 315-326, Mar. 1979.
- REZNICK, D. A.; BRYGA, H.; ENDLER, J. A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, v. 346, p. 357-359, Jul. 1990.
- REZNICK, D. N.; GHALAMBOR, C. The population ecology of contemporary adaptation: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, v. 112-113, p. 183-198, 2001.
- REZNICK, D.; ENDLER, J. A. The impact of predation on life history evolution in trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, v. 36, n. 1, p. 160-177, 1982.
- ROCHA, P. L. B.; RENOUS, S.; ABOURACHID, A.; HÖLFLING, E. Evolution toward asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaptation. *Canadian Journal of Zoology*, v. 85, n. 8, p. 709-717, Jun. 2007.
- ROSE, M. R.; LAUDER, G. V. Post-Spandrel adaptationism. In: ROSE, M. R.; LAUDER, G. V. (Ed.). *Adaptation*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 1-10.
- ROSENBERG, A.; MCSHEA, D. W. *Philosophy of biology: a contemporary introduction*. New York: Routledge, 2008.

SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993.

STERELNY, K. Where does thinking come from? A commentary on Peter Godfrey Smith's complexity and the function of mind in nature. *Biology and Philosophy*, v. 12, n. 4, p. 551-566, Oct. 1997.

STERELNY, K.; GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1999.

WILLIAMS, G. C. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press, 1966.

WRIGHT, L. Functions. In: ALLEN, C.; BEKOFF, M.; LAUDER, G. (Org.). *Nature's purposes: analyses of function and design in biology*. Cambridge: MIT Press, 1998. p. 51-78.

NIVELES Y UNIDADES DE SELECCIÓN: EL PLURALISMO Y SUS DESAFÍOS FILOSÓFICOS

Estela Santilli*

That there are certain elements of knowledge, however, which are not governed by the idea of truth, but which are due to volitional resolutions, and though highly influencing the makeup of the whole system of knowledge, do not touch its truth-character, is less known to philosophical investigators. (Reichenbach, H. Experience and Prediction)

1 Introducción

En un análisis del prolongado debate sobre los “niveles de selección” Waters (2005), incluye la cita que antecede; y adopta, para las teorías alternativas propuestas para modelar en forma distinta las mismas situaciones, la categoría de variantes deliberadas (*volitional bifurcations*).

En este trabajo reviso aspectos de ese debate que se desarrolla en el marco de la teoría de la evolución, una de las respetadas y aceptadas teorías de la ciencia contemporánea cuyo objeto es investigar los mecanismos que explican la diversidad y los procesos de cambio en los organismos vivientes. En su seno, sin embargo, diversas controversias continúan alentando el intercambio entre científicos y filósofos. La cuestión de las unidades y niveles de selección es uno de los debates más extendidos en el marco de la teoría de la evolución.

La primera sección, una somera descripción de la selección natural, muestra un concepto cuyo rango epistemológico como factor causal en la evolución no ha encontrado consenso. La segunda sección describe el debate tradicional sobre las unidades de

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto F.

selección, iniciada hace más de cuatro décadas con los aportes teóricos y la crítica de George Williams al concepto de adaptación en el nivel de grupo. La misma es una respuesta a las ideas de selección de grupo sostenidas por Wynne Edwards en los años sesenta. La tercera sección presenta la novedad que amplió el escenario del debate: la introducción y adopción generalizada de la teoría jerárquica de niveles de selección o selección en niveles múltiples. De acuerdo a la misma es posible atribuir la acción de la selección a niveles superiores al de los genes, sea organismos, grupos, especies u otros de rango superior hasta los dominios ecológico y social. Aunque retomando la fundamentación de la selección de grupo, la pregunta sobre la unidad de selección se reformula con un enfoque pluralista. Ésta sería, en apariencia, la solución adecuada. No obstante, las diferentes versiones del pluralismo son un disparador de nuevas polémicas que giran en torno a dos ejes: por un lado la suficiencia de la supuesta primacía de explicaciones en el nivel básico o genético; y por otra parte la dicotomía convencional / real sobre el estatus de las entidades identificadas como unidades de selección en los distintos modelos. Ambos factores son importantes para determinar la contribución causal al cambio evolutivo de las entidades en cada nivel. Mientras que, en principio, una posición más bien reductiva al nivel inferior — genético — ha sido persistente entre los evolucionistas, los esfuerzos por sostener la posibilidad de la selección de grupo, en un enfoque pluralista compatible con el realismo, se fundan tanto en datos empíricos como en el análisis conceptual. La consecuencia epistemológica del debate es la revisión de algunos conceptos centrales de la teoría de la evolución: la relación entre los niveles de organización y su origen en procesos de transición evolutiva, la propiedad de heredabilidad y la noción de individualidad. En su transformación, el debate sobre unidades de selección no sólo dio lugar al surgimiento de nuevas preguntas, también intensificó la discusión biológica-filosófica. Y ello no es un resultado menor en una controversia.

2 La selección natural: su formulación

El estatus epistemológico del concepto y de la teoría de la selección natural aún se discute: la selección natural es descripta como una fuerza (SOBER, 1984; GOULD, 2002); un factor causal (OKASHA, 2006; HODGE, 2004; BRANDON, 2008); un proceso causal a nivel poblacional (MILLSTEIN, 2006); una tendencia o consecuencia estadística a nivel poblacional de eventos de nivel más básico, genético (MATTHEN; ARIEW, 2002¹; WALSH, 2004). ; un efecto funcional derivado de otras causas; o simplemente un nombre aplicado a la última etapa de una serie de eventos de reproducción y supervivencia en el complejo dominio de los seres vivos, casi una metáfora (THOMPSON, 2000).

¹ Matthen y Ariew atribuyen a Darwin familiaridad con la naturaleza agregativa de la selección natural, resultado de nacimientos, muertes y apareamientos de individuos.

Por otro lado, es bastante general el consenso sobre los factores que intervienen en el proceso de selección: la existencia de variación en algún carácter en los individuos de una población, o sea, variabilidad intraespecífica; su transmisión en el proceso de reproducción, o sea, heredabilidad. El cribado selectivo, a su vez, se produce en un ambiente de competencia en que el resultado² es la distribución del carácter y su mayor representación en (el genotipo) la población. Por este proceso de multiplicación, se dice que un carácter posee una determinada tasa de eficacia (*fitness*)³, un parámetro de la expectativa de mayor reproducción y mejor aprovechamiento de los recursos del ambiente por los miembros de la población. El carácter, una estructura o pauta de comportamiento, es una adaptación.

El enunciado conjunto del mecanismo de selección natural por Charles Darwin y Alfred Wallace en el siglo XIX es una formulación general y abstracta que explica la causa de la diversidad orgánica y el cambio evolutivo de los organismos. En las décadas de 1930 a 1940 y subsiguientes, con el surgimiento de una síntesis entre la genética y la evolución, — la genética de poblaciones —, la selección natural se instituyó como el principio fundante de la teoría sintética de la evolución — también llamada neodarwinismo — con las contribuciones de, entre muchos otros, T. H. Morgan, R. Fisher, S. Wright y T. Dobzhansky. Desde entonces, la teoría de la evolución acrecentó su desarrollo teórico, sostén empírico y representación formal. En debates muy difundidos durante el siglo XX, se cuestionó el alcance e importancia del principio de selección natural como uno de los factores, junto a otros, de cambio evolutivo. Y — hecho destacable —, en cada una de estas controversias ha sido recurrente una vuelta a interpretar y parafrasear las ideas de Darwin: ¿Cuál fue el verdadero Darwin?⁴

La teoría contemporánea de la evolución por selección natural ha madurado por más de un centenar de años. Muy conocida es la formulación de Lewontin (1970), quien consideró la potencialidad de la selección para operar en cualquier entidad que cumpla

² Darwin postuló el mecanismo de selección y contribuyó con una nota metodológica sobre las condiciones de su posible refutación. Sólo muy posteriormente se logró una prueba experimental de la selección natural (melanismo industrial en mariposas). Actualmente abundan las pruebas de laboratorio y de campo que dan sostén científico a la selección natural.

³ En el ámbito filosófico el concepto de eficacia se interpreta como una propiedad disposicional, o una propiedad superviniente con dependencia del nivel inferior. En biología evolutiva *fitness* es un concepto comparativo. Es el éxito reproductivo de una entidad promedio o tasa de la contribución de un genotipo a la próxima o a sucesivas generaciones (FUTUYMA, 1998). Se distingue entre un concepto vernáculo o corriente y uno predictivo (MATTHEN; ARIEW, op.cit; KITCHER, 1984). La medida de eficacia es un parámetro probabilista que se refiere al número esperado de nacimientos. Hay más criterios para comprender este concepto.

⁴ El nombre de Darwin se asocia generalmente al principio de selección natural. Gould y Lewontin (1979) destacan que aceptó otros mecanismos del cambio evolutivo. De acuerdo a Lewontin (1973), la contribución principal y más original de Darwin no fue el evolucionismo o la selección natural, como la fuerza principal de la evolución, sino la sustitución de la concepción metafísica de la variación orgánica por una concepción materialista. Mayr (1991) distingue a Darwin por la refutación del pensamiento tipológico y la concepción poblacional en la evolución. Y formula la teoría como una subteoría del conjunto compuesto por: 1. La evolución como tal 2. La evolución por descendencia común. 3. El origen de la diversidad 4. La gradualidad del cambio 5. La selección natural.

estas condiciones:

1. Individuos diferentes en una población tienen diferentes morfologías, fisiologías y comportamiento (variación fenotípica).
2. Diferentes fenotipos tienen diferentes tasas de supervivencia y reproducción en diferentes ambientes (eficacia diferencial).
3. Hay una correlación entre padres y descendencia en la contribución de cada uno a las generaciones futuras; la eficacia es heredable)⁵.

Maynard Smith (2002, p. 524), en su paráfrasis de la fórmula de Darwin, hace énfasis en la selección de individuos:

Dada una población de entidades que se reproducen, tienen heredabilidad (producen entidades semejantes) y varían en forma que afecta su probabilidad de reproducción entonces las características que aseguran la supervivencia individual y la reproducción evolucionarán en la población.

Las frecuentes disputas no eliminaron del escenario a la selección natural como un factor explicativo, aunque no único en la evolución. A partir de los años treinta trascendentes novedades científicas sobre los procesos de variación y herencia orgánica se integraron en nuevas disciplinas. El alcance y generalidad explicativa del principio de selección natural de Darwin es uno de los factores que permitió su perduración, junto a la fertilidad de alguna de sus ideas⁶. Así se promovió su extensión como principio explicativo a entidades no exclusivamente biológicas, como las variables de interacción ecológica y del comportamiento social en general.

3 Unidades de selección

Generalmente se describe la evolución como un proceso de cambio en las frecuencias genéticas en una población y existe consenso en que la selección natural es uno entre otros mecanismos de evolución. Pero no hay consenso sobre el rol de las entidades involucradas en la selección.

⁵ La fórmula que describe la selección, "variación heredable en eficacia", por ser una expresión neutral con respecto al sustrato, ha dado lugar a teorías seleccionistas en diversos dominios: las capacidades cognitivas como proceso psicobiológico en la especie humana, la evolución de la cultura, del sistema inmune, de las ideas científicas. D. Campbell, K. Popper, D. Toulmin fueron precursores (Cfr. SANTILLI, E., 1999). Brandon (2008) critica la formulación de neutralidad de la selección porque no expresa la naturaleza causal de la teoría de Darwin. Y señala que ello es reconocido por Lewontin.

⁶ Gayon (2003) destaca la persistencia de dos ideas principales de Darwin: la selección natural y el árbol de la vida. La década del 70 fue escenario de una intensa discusión sobre una hipótesis rival de la selección, la de la evolución molecular neutral (KIMURA, 1968, 1983), que atribuye los cambios en la frecuencia de variaciones orgánicas al azar (cambios estocásticos).

El problema de las unidades y niveles⁷ de selección es un debate que está “al rojo vivo” en el marco de las interpretaciones del proceso de selección natural. A pesar de intentos de darlo por terminado como un ejercicio irrelevante de metafísica (REEVE; KELLER, 1999; KITCHER, 2004) , muchas de sus principales nociones y argumentos aún cubren páginas con análisis conceptuales y aportes empíricos.

La cuestión de las unidades de selección se formula en la pregunta: ¿Sobre qué entidades opera la selección natural? ¿Genes, organismos, poblaciones, grupos, metapoblaciones, especies, colectivos sociales?

En la etapa inicial de esta controversia, gran parte de la argumentación ha permanecido fiel a la tradición — inaugurada por Darwin y visión dominante de la Nueva Síntesis evolutiva — que considera al individuo, el organismo, como foco de la selección y de la adaptación.

Otras propuestas se manifestaban en disenso. Desde la década de 1950, para muchos biólogos y ecólogos el fenómeno de adaptación de grupo, como efecto de la selección, debía ser seriamente considerado. El ímpetu discursivo provenía de Wynne Edwards (1962, 1980) y su convicción de que la selección individual no basta para explicar caracteres de comportamiento en algunas especies de animales. Entre ellos la conducta (estrategia adaptativa) de limitar su reproducción y preservar la provisión de alimento con el efecto de evitar la extinción de la población; o el rol del centinela al dar señales de alarma ante la vista de predadores, constatado en miembros de especies de aves, mamíferos y peces. La conducta de estos individuos tiene un costo en eficacia que restringe su reproducción pero a la vez se compensa al operar en beneficio de la supervivencia de la población o grupo. Wynne Edwards consideró a estas acciones adaptaciones prudentes o regulación de número y balance en la naturaleza, aseverando que se trataba de un problema central de la ecología.

Dada la importancia de la adaptación⁸ y la selección natural en el estudio de la evolución, muy pronto las críticas sobre su significado y uso apropiado lograron gran relevancia y difusión entre la comunidad de evolucionistas.

Entre las más notables contribuciones a esta discusión, la de George Williams (*Adaptation and natural selection*, 1960) es el inicio de un extendido intercambio — que aún continúa. y que lejos de agotarse experimentó transformaciones a partir de esta obra, un tratado clásico de discusión sobre la selección natural. En el mismo, este darwinista dirige su argumentación a justificar:

1. la afirmación de la selección natural como mecanismo de evolución;

⁷ Algunos autores hablan casi indistintamente de unidades y de niveles de selección. En este trabajo asumo que el problema de los niveles es su organización jerárquica y las relaciones entre niveles. El problema de las unidades es la identificación del objeto directa o causalmente relacionado con el proceso de selección.

⁸ Adaptación es una noción controversial, asociada al concepto de función: “Un diseño moldeado por la selección natural útil para la supervivencia” (WILLIAMS, 1966). Este concepto fundamental de la teoría de la evolución por selección natural, es revisado en un volumen de Rose y Lauder (1996).

2. las adaptaciones, no fortuitas, resultados de la selección;
3. la convicción de que son los individuos los objetos o entidades reales en el proceso de selección;
4. la afirmación de que en el proceso de evolución son los individuos, y no las poblaciones, las que muestran adaptaciones.⁹

Precisamente por el reconocimiento de la importancia de la adaptación en la evolución, Williams consideró a este concepto “oneroso”, o teóricamente costoso, si se aplica a niveles superiores de la organización biológica. Su principio metodológico, la parsimonia o simplicidad, exigía atribuir adaptación sólo a entidades discretas, a entidades con perdurabilidad. Estas son los genes que tienen la propiedad de replicación y transmiten la información para la construcción de los caracteres fenotípicos.

Williams concluye que los genes son el foco principal de la selección y que casi todos los casos de selección pueden explicarse en el nivel genético. La falta de sostén empírico es uno de sus argumentos contra la explicación de los casos de altruismo por selección de grupo; aduce que si existiera esta forma de selección sería una fuerza débil en la evolución.

Otra objeción a la selección de grupo — sostenida por Williams, Dawkins, Maynard Smith y Hamilton — es la constatación del fenómeno de subversión interna por parte de un egoísta o aprovechador (*free rider*). Dentro de su grupo, el comportamiento del individuo egoísta incrementa su eficacia a costa de la eficacia del altruista donante. En muchos de los ejemplos citados por Williams, de acuerdo a la lógica de la selección natural en su juego de competencia, en un grupo de individuos no emparentados el individuo egoísta resulta más fuerte en la selección, obteniendo mayor ventaja reproductiva con respecto al altruista dentro del mismo grupo.

Dos conceptos que Williams adoptó resultaron convenientes para refutar la afirmación de adaptaciones de grupo como explicación de los caracteres altruistas: el concepto de selección parental — individuos emparentados genéticamente — que ofrece un análisis de costo/beneficio expresado en una fórmula (HAMILTON, 1964); y el concepto de altruismo recíproco o retorno de favores (TRIVERS, 1971).¹⁰ Posteriormente,

⁹ Posteriormente, Lloyd (2001) clasifica los problemas discutidos: 1. El concepto de *interactor*, nivel en que ocurren las interacciones del proceso de selección; 2. El concepto de *replicador*, la porción del genoma que funciona como unidad de replicación; 3. Aquello en que se *manifiestan* las adaptaciones o entidades que adquieren adaptaciones como resultado de la selección; y 4. El concepto de *beneficiario*, unidades que en última instancia reciben el beneficio en el proceso de selección. Los dos últimos son los aspectos más controvertidos.

¹⁰ “Kin selection” es un término propuesto por Maynard Smith, (1964). Se expresa en la regla de Hamilton de eficacia inclusiva: $rb > c$ (Siendo r la proporción de genes compartidos entre los individuos, b el beneficio del receptor y c el costo del altruista). La eficacia en este modelo es una propiedad de los genes. Trivers, 1971, completa la solución para explicar las interacciones altruistas. Con el mismo propósito, Maynard Smith y Price (1973), emplean el concepto de estrategia evolutiva estable, la teoría de los juegos y la ecuación de Price sobre la covarianza de la eficacia absoluta y relativa de cada agente en la selección, sean individuos o grupos. (Cfr. FRANK, 1995).

Williams aporta sobre el mismo tema nociones antes omitidas: distingue un dominio físico-material, de energía y composición química del gen, y un dominio informacional. Los genes, o replicadores, son definidos como unidades “codicales” (WILLIAMS, 1992); su función causal es codificar la información sobre la que se construye el fenotipo. Una de las críticas que recibiría es la inadecuación de atribuir efecto causal a un factor no claro, como es la noción de información en el ámbito biológico:

El gen es un paquete de información, no un objeto. El patrón de los pares de bases en la molécula de ADN especifica el gen. Pero la molécula de ADN es el medio, no el mensaje. Mantener esta distinción entre el medio y el mensaje es absolutamente indispensable para la claridad de pensamiento sobre la evolución (WILLIAMS, 1992).¹¹

Esta caracterización ha recibido el calificativo de reduccionista por Gould y Lloyd (1999), quienes consideran un error de Williams la ubicación de la causalidad en el ámbito informacional y no en el aspecto material del replicador.

Algunas afirmaciones posteriores de Williams con respecto a la unidad de selección representan un cambio de postura. En forma explícita reconoce la teoría jerárquica de la selección en varios niveles. Aún así reitera que lo que se trasmite en la herencia es la información contenida en los replicadores, aunque éstos para ser un factor en la evolución deben expresarse en los interactores, individuos o entidades materiales que son las realidades concretas con las que se encuentran los biólogos (WILLIAMS, 1992, p. 13).

Dawkins, en su conocido libro *The Selfish Gene*, 1976 — que ya celebró sus 30 años y que luego de su última edición en 1989 continúa provocando comentarios —, dio al debate un alcance mayor al proponer otra descripción del proceso de selección.

La revisión y reorganización de conceptos científicos suele tener un efecto aclaratorio y éste parece haber sido un objetivo del bautismo por Dawkins de los elementos involucrados en el proceso de selección, los replicadores y los vehículos. Pero su propuesta avivó el debate, no eliminó confusiones y, como no es raro en las controversias, fue exageradamente interpretada como el mismo Dawkins lo expresa (1982).

Dawkins atribuye a los replicadores, o genes, las propiedades de estabilidad, perduración y fidelidad en la copia; en tanto los vehículos, los organismos, son las entidades temporales portadoras de los genes. Los genes que operan en la evolución son definidos como “cualquier porción de material cromosómico que dura, potencialmente, suficientes generaciones para servir como unidad de selección” (DAWKINS, 1976, p. 30). Aunque son mencionados como la “línea germinal activa”, los replicadores tienen un carácter

¹¹Lewontin, Gould, Sober, entre otros exponen el argumento de la irrelevancia: se funda en el hecho de que un mismo fenotipo puede ser expresado por muchos genes. La selección sólo opera sobre los fenotipos y no sobre los genotipos — “la selección no puede ver a los genes” es una expresión metafórica de Gould. Brandon (1982) intenta mostrar casos de irrelevancia de causas genéticas empleando una noción probabilística de Salmon: “screening-off”.

más general e inclusivo, y pueden ser aplicados a cualquier cosa en el universo que se copie fielmente.

La distinción replicador-vehículo permite mostrar el énfasis exclusivo en el rol causal de los genes, en tanto los organismos son una estrategia empleada por los genes para perdurar. Dawkins caracteriza a los vehículos — los organismos hospedadores de los genes —, como “torpes robots programados por sus genes” (1976, p. 21).

La solución de Dawkins al problema de la unidad en la evolución es el replicador: a la vez declara que su objetivo es “enterrar al vehículo” (1994) y negar su importancia causal.

La propuesta terminológica de Dawkins y su especial retórica impregnó al debate de una gran popularidad — lo convirtió en una disputa reñida con reacciones desde los fueros biológicos y filosóficos. Estas proposiciones, metáforas y casi definiciones, se difundieron con gran rapidez entre la comunidad de evolucionistas:

- *Replicador*: Lo que tiene la propiedad de copiarse directamente con fidelidad, transmitirse de generación en generación. Un ejemplo es la molécula de ADN.
- *Vehículo*: Aquello que hospeda a los replicadores y sirve para protegerlos y propagar a los organismos.

En el proceso evolutivo, Dawkins (1987, p. 170) destaca la noción de información: “*como vimos el perdurable gen como unidad evolutiva no es una estructura física particular sino la información o archivo textual que se copia a través de las generaciones*”.

Aunque en varios contextos Dawkins afirma que los vehículos son seleccionados, asigna el rol causal y la unidad fundamental de evolución primariamente a los replicadores en tanto los vehículos son sus efectos fenotípicos.

La solución para Dawkins (1976) está a la vista: los casos antes considerados como selección de grupo pueden explicarse en el nivel genético. La función activa de los replicadores y el carácter pasivo de los vehículos marca la asimetría. Es más, la acción de los genes no está confinada al organismo que los porta sino que se extiende en efectos fenotípicos como las represas construidas por los castores o los nidos de las aves y telas de arañas (DAWKINS, 1982). Dawkins niega que existan tales entidades como grupos con carácter discreto y límites distinguibles en la naturaleza. La conclusión es que si no existen los grupos como entidades tampoco puede haber adaptaciones de grupo. Caso terminado: el modo apropiado para describir el proceso de selección es, según Dawkins, la “supervivencia del replicador” o “la selección del vehículo”, que son dos puntos de vista del mismo proceso pero sólo uno de ellos es fundamental (DAWKINS, 1982).

4 La propuesta de Dawkins enriquecida

El lenguaje empleado cumple un rol especial en las controversias y en ocasiones tiende a ser persuasivo, lo que no ocurre en este debate¹². La sustitución propuesta por Hull (1980) de la pareja replicador / vehículo por otra, replicador / interactor, no es un mero cambio terminológico sino la oferta de un ámbito mayor de posibilidades explicativas y un intento de eliminar cierta ambigüedad de la noción de selección que no se restringe a la acción causal de los genes. En el proceso de selección, — en el que Dawkins reconocía como agente causal una entidad, el gen replicador —, Hull señala dos componentes activos que presenta como la dupla replicador- interactor.

Al reconocer el poder causal de los dos componentes en el proceso selectivo, se integra la importante noción de ambiente con la consecuencia de que los efectos de la relación organismo / ambiente se trasladan y afectan el éxito hereditario de los genes replicadores. En la nueva concepción de Hull, los interactores actúan como “todos cohesivos directamente con su ambiente” (1981) y producen la replicación diferencial; mientras que los replicadores transmiten en la herencia la similitud estructural. Con la intervención de dos tipos de entidades es posible explorar el proceso selectivo y sus causas en niveles más altos que se extienden, de acuerdo a Hull, hasta , los procesos de cambio conceptual y el aprendizaje social.

Aunque nadie, entre los participantes del debate, niega la importancia de los genes en la evolución, se instala otro marco de la discusión, un modelo de selección en todos los niveles de la organización biológica, dando un nuevo giro al tratamiento de la selección. Así las moléculas de ADN, las células, los organismos, los demos y posiblemente las especies interactúan con sus ambientes de tal modo que influyen en el proceso de replicación (HULL; LANGMAN; GLENN, 2001).

5 El retorno del grupo

La fórmula de Hamilton, — una estrategia metodológica adecuada para interpretar la “aparente” selección de grupo como un proceso de selección parental en que los individuos comparten genes —, no logró persuadir a los defensores de la selección de grupo. El cambio en el debate sobre las entidades en que opera la selección marca el énfasis en el rol de los interactores y en el enfoque poblacional, en que insistieron tanto Lewontin como D. S. Wilson, Sober y muchos otros. En lugar de concentrar el análisis en el rol del organismo individual, o del gen, se apunta al análisis del comportamiento de individuos en poblaciones estructuradas en grupos. En ellas los individuos entre sí se afectan en su comportamiento reproductivo con respecto a su tasa de eficacia. Esta relación es esencial para la existencia de un grupo.

¹²Hay otros ejemplos de controversias biológicas en que el lenguaje persuasivo cumplió rol casi tan importante como el lenguaje declarativo (Cfr. SANTILLI, E. 1998).

Wilson y Sober ¹³, notoriamente, representan la nueva época de una defensa más sofisticada de la selección de grupo distinta de la anterior, considerada como un selección simplista o ingenuo (*naive group selectionism*). Los términos '*trait group selection*', selección de grupos por carácter o selección intradémica, denotan las unidades, con estructura continua o discreta, que son objetos de selección en poblaciones locales o demos en no raras ocasiones (WILSON, D. S., 1975). Con ellos se destaca la relación de cohesión en los grupos, que se comportan funcionalmente como un todo¹⁴, en que los individuos en la población comparten un "destino común". En esta interpretación:

1. En el proceso de selección los factores relevantes con rol activo son los interactores.
2. La estructura de la población, dividida en grupos, es importante para detectar la unidad de la selección. La selección intra-grupo (eficacia de individuos al interior del grupo) debe ser distinguida de la selección entre grupos, cuyo resultado es mayor productividad o, en ciertos casos, reemplazo de los grupos menos aptos.
3. La eficacia, en los casos de selección de grupo, es propiedad de los caracteres contribuyentes (*trait group*) no de los organismos. Un ejemplo lo constituyen los gritos de alarma en algunas especies.
4. Los grupos son asociaciones locales, temporales, cuya interacción puede darse por un período breve o estable y prolongado.

En *Unto Others* Sober y Wilson definen al grupo como: "un conjunto de individuos cuya eficacia tiene influencia mutua con respecto a cierto carácter pero no influye en la eficacia de los de afuera del grupo" (1998, p. 92).¹⁵ No se requiere continuidad física, espacial o temporal de los grupos, ni que sus integrantes compartan genes. La noción de grupo incluye comunidades de multiespecies, tanto como el caso de orugas alimentándose en una misma hoja. En relación a las adaptaciones logradas por el carácter (*trait*) de construir presas, constituyen un grupo los castores que comparten una guarida.

Variación y eficacia son componentes clave en la selección en cualquiera de los niveles. Sober los reitera sintéticamente en un trabajo reciente:

- Selección de grupo: la variación en eficacia entre los grupos;
- Selección individual: la variación en eficacia entre organismos del mismo grupo;
- Selección genética: la variación en eficacia entre genes en el mismo organismo (SOBER, 2009, de próxima aparición).

¹³Estos autores no admiten que el altruismo pueda explicarse por selección parental, el altruismo recíproco o la teoría de juegos como lo sostienen Williams, Hamilton, Trivers y Maynard Smith.

¹⁴El concepto de superorganismo describe a las colonias de insectos sociales cuyos miembros actúan como una unidad (WILSON; SOBER, 1989). Uno de ellos, las abejas en sus colmenas.

¹⁵Wade, que diseñó importantes experimentos para el estudio de la selección de grupo, propuso: "La selección de grupo es definida por el proceso de cambio genético causado por la extinción o proliferación de grupos de organismos" (1978, p. 101).

Entre los recursos para afirmar la evolución del altruismo, Sober y Wilson (1998, p. 35-50) citan el caso de la avirulencia (atenuación de la virulencia) del virus *Myxoma* introducido en Australia en una población de conejos. Cuando ocurre este fenómeno el individuo (virus) reduce su eficacia, pero al no producir la muerte del huésped incrementa la posible acción de otros individuos del grupo.¹⁶

Sober (1984) destaca la acción causal de la selección, contra la idea del registro exclusivo de meras correlaciones entre caracteres y medida de eficacia. Y replantea la necesidad de analizar la relación que existe entre los diversos niveles de organización biológica en los procesos de selección, considerando que varios niveles simultáneos actuando en distinta dirección pueden entrar en conflicto.

Si la selección de grupo ocurre cuando los genes evolucionan en virtud de “su efecto en los grupos en relación a otros grupos”, se puede predecir que habrá una mayor productividad de organismos o de grupos similares (*daughter groups*). Así, la mejor estrategia para comprender el proceso de selección es la detección de la función causal de unidades en interacción: es el interactor el determinante del efecto del proceso selectivo y no sólo la entidad replicante como pretendían los “seleccionistas genéticos”. Se destaca que sin la interacción entre los organismos y su ambiente la información genética no se instancia en los fenotipos representativos de la población. Se trata, como lo señalara Hull, de una doble causalidad que incluye el rol de los interactores.

Una de las características de especies de insectos sociales que había asombrado a Darwin (y otras características sociales) puede ser explicada por selección de grupo si se asume una teoría de la selección en niveles múltiples. Dado que la posesión de un carácter altruista disminuye la eficacia de su portador dentro de su grupo, la manera de asegurar la evolución de ese carácter en una población es a través de un proceso de selección entre grupos con ventaja para el grupo con más altruistas.¹⁷

Wilson y Sober (1994) señalan la importancia del fenómeno de selección de grupos también para las ciencias sociales. Sus argumentos críticos, desde una perspectiva epistemológica más amplia, constituyen una reacción ante la matriz teórica del individualismo en boga en economía, sociología y teoría de las organizaciones.

La diferencia principal entre el primer período del debate, en los años sesenta, y su reiniciación es el marco teórico de interpretación jerárquica de la selección y la evolución.

6 La selección en niveles múltiples y el pluralismo

Sin consenso en el debate tradicional, Dawkins (1989) proclama la victoria decisiva del organismo individual y, en última instancia, del gen replicador de carácter informacional

¹⁶Wilson casi parafrasea a Darwin al destacar el problema fundamental de la selección de grupo: en la organización social, si bien el egoísmo es superior dentro de los grupos, la presencia de altruistas da ventaja en la relación entre grupos (1999, p. 24).

¹⁷Entre los casos indicados por Darwin en el *Origen* uno muy mencionado es el de la esterilidad de ciertas especies de hormigas, un carácter que sería seleccionado por el beneficio de la comunidad.

— una opción admitida por un buen número de evolucionistas. Pero, la admisión de un proceso dual de selección promueve argumentos críticos hacia el “genocentrismo”, o “gen egoísta”. Sober, Wilson, Wimsatt, Lloyd, Gould son los principales críticos. No se insiste en la propuesta simplista de la selección “por el bien del grupo”.¹⁸ Nuevos desafíos y problemas surgen de un giro hacia el esquema de niveles múltiples y la identificación de los interactores y de su rol.

A partir de la postulación, por Hull, de los interactores en su relación “directa” con el ambiente, la discusión no tiene como único centro a los replicadores — genes. Se agrega la contribución a la eficacia reproductiva de individuos o grupos y su posible poder causal independiente en el proceso. Dawkins (1982) acota el contenido de la discusión al afirmar que no está en el escenario el rol indiscutible de los replicadores sino el nivel de interacción, es decir, las unidades que en forma directa y causal intervienen en la selección. De este modo se intenta despejar la oposición entre selección de genes y selección de grupos.

Las posiciones filosóficas — monismo, pluralismo o intermedias —, están presentes a la hora de identificar el rol de las unidades de selección. La propuesta de una única entidad causal, los genes, ubica en un monismo realista a Williams y Dawkins, aunque ambos hayan aceptado la existencia de entidades múltiples en la selección.

La selección en niveles múltiples es una hipótesis difundida en los noventa que postula una jerarquía de entidades, genes, organismos y grupos, especies, como agentes de selección en los distintos niveles de la organización biológica. Con ello se inaugura la opción pluralista sobre las entidades y procesos de selección.

El pluralismo en filosofía se opone al universalismo. Como hipótesis metacientífica, es una prudente admisión de varias respuestas para explicar un mismo fenómeno.¹⁹ También puede conducir a una forma de relativismo. Con todo lo democrático que el pluralismo aparenta ser, la dificultad se presenta al momento de comprometer criterios de verdad.²⁰

En biología se sostiene el pluralismo²¹ sobre la naturaleza de las especies las que son consideradas individuos (GHISELIN, 1974; HULL, 1980); o según la propuesta de Boyd (1999) las especies son vistas alternativamente, como individuos o como clases naturales definidas como un “agrupamiento homeostático de propiedades”.

En la cuestión de los niveles de selección, una de las versiones del pluralismo, la más

¹⁸El entrecomillado destaca el empleo de metáforas en el debate, algunas con propósito retórico o persuasivo. Las metáforas cumplen una función en la ciencia; algunas son indispensables o fértiles y otras son prescindibles y no contribuyen a la discusión Thompson (2000).

¹⁹“El pluralismo es la coexistencia de marcos teóricos equivalentes, sea porque están históricamente afianzados o porque logran una comprensión distinta al considerar el mismo proceso de distintas maneras.” (WILSON, D.N., 2008, p. 368).

²⁰El pluralismo científico en un enfoque multidisciplinario se discute en un volumen reciente (KELLERT et al. 2006).

²¹Un extenso análisis de las implicaciones teóricas asociadas a los conceptos de especie se encuentra en Mahner y Bunge (1997, cap. 7).

fuerte, es ontológicamente neutral sobre las entidades y los procesos involucrados y plantea modelos alternativos para representar el proceso de selección. Selección genética, individual y de grupo son sólo diversas perspectivas posibles de descripción.

Pero el pluralismo es plural en sus versiones pues admite diferentes supuestos teóricos y filosóficos. Hay tensión entre un pluralismo de representaciones alternativas (Kitcher, Sterelny, Waters entre muchos otros), en que se trata de una decisión convencional; o se postula, por otra parte, un pluralismo realista acerca de las entidades y procesos causales.

La postura realista en el marco de la matriz multinivel categoriza a las entidades y procesos en el dominio de los hechos (*matter of fact*); no se trata de un problema semántico sino de una opción teórica y filosófica con consecuencias empíricas: se afirma que en cada ocasión hay una unidad de selección (identificada o no) con propiedades causales.

Entonces, ¿o se admite el pluralismo convencionalista, o se opta por el realismo pero no ambos? No es así. Pues Sober nos informa sobre una versión legítima del pluralismo compatible con el realismo, que toma en cuenta la distinción *perspectiva / proceso*. El pluralismo con rol explicativo dispone de múltiples modelos para describir la selección; este objetivo epistemológico no requiere pronunciamiento sobre el estatus ontológico de las entidades. En relación a los procesos y entidades, Sober y Wilson adoptan un pluralismo realista: en cada ocasión una entidad contribuye en forma “causal” a la eficacia, y es objeto de selección y adaptación. El pluralismo realista es acerca de “lo que ocurre en la naturaleza” (SOBER; WILSON, 1998).

La identificación de unidades de selección requiere tanto de análisis conceptual, para convenir qué se entiende por grupo, como también del trabajo empírico de examinar caso por caso.²² En algunos casos, el agente seleccionado es un carácter de un individuo (gen, organismo); en otros de un colectivo de individuos, un grupo integrante de una metapoblación²³. Los grupos son seleccionados si en sus miembros componentes se da variación en un carácter, interacción entre individuos que en forma cohesiva se relacionan con su ambiente, y mayor eficacia. Como resultado del proceso, es superior un grupo que contiene mayor proporción de individuos que poseen el carácter altruista.²⁴

El fenómeno de la conducta cooperativa y altruista tiene una frecuencia mayor de lo que se pensaba, dada la naturaleza prosocial de numerosas especies animales y, en

²²Para evaluar los niveles de selección se requiere comparar la eficacia “...entre los genes al interior de los individuos, entre los individuos al interior de los grupos, entre los grupos al interior de las poblaciones y así de seguido y cada uno presenta caracteres que son distintos focos de selección”. (WILSON, D.S.; WILSON, E.O., 2007, p. 338)

²³Metapoblación: se refiere a un grupo de poblaciones pertenecientes a una misma especie. Es un término introducido por Levins (1969). Wilson, D.N. y Sober lo utilizan para mostrar las interacciones ecológicas de competencia, apareamiento, alimentación, predación en los grupos. Fue empleado por Wilson, E.O. (1975) en su capítulo V ‘Selección de grupo y altruismo’.

²⁴Sober y Wilson (1994, p. 550-551) notan que el proceso puede ocurrir a la vez en el nivel del organismo y del grupo. La metáfora para el caso de selección de grupo es que los individuos “están en el mismo bote”.

especial pero no exclusivamente, de la especie humana.²⁵

De acuerdo a Sober y Wilson, el seleccionismo múltiple es la mejor explicación de este fenómeno:

Hemos mostrado que el rechazo de la selección de grupo refleja una masiva confusión entre proceso y perspectiva. Las teorías que fueron propuestas como alternativas a la selección de grupo son simplemente diferentes maneras de ver la evolución de grupo en poblaciones estructuradas. Esta no es una interpretación idiosincrásica nuestra sino que se está imponiendo como un consenso entre los biólogos teóricos y otros que están muy familiarizados con los fundamentos conceptuales de la biología evolutiva. La selección multinivel debe ser incluida en la familia pluralista de la biología evolutiva (SOBER; WILSON, D. S., 1998, p. 98-99).

Recordemos que un grupo se caracteriza como “un conjunto de individuos cuya eficacia tiene influencia mutua con respecto a cierto carácter pero no influye en la eficacia de los de afuera del grupo” (SOBER; WILSON, D. S., 1998, p.92).

Con este criterio tiene entidad real como grupo una coalición temporal en interacción como la mencionada por estos autores en un ejemplo ficticio, el de un par de grillos que en la tarea de cruzar una laguna sobre una hoja comparten un “destino común”. No es relevante si los miembros del grupo son o no de la misma especie siempre que interactúen en forma significativamente evolutiva.²⁶

Entre el convencionalismo y el realismo, varias posturas intermedias se diferencian de acuerdo al modo de interpretar el alcance epistemológico de los modelos.

Waters (1991, 2005) se inclina por el pluralismo de representaciones y adopta un realismo moderado “menos estridente” que elude el realismo fuerte, difícil de justificar. El admite que entre las representaciones es razonable preferir las verdaderas, las que tienen un genuino significado empírico y una contrapartida en el mundo natural. A su criterio, cada uno de los distintos modelos de selección da una explicación parcial; las diferencias no son acerca de cuestiones de hecho. No es necesario que en cada ocasión se identifique un único agente causal, porque las situaciones evolutivas “pueden ser representadas por una pluralidad de modelos empíricamente razonables”. Atribuye las diferencias entre teorías a la postulación de distintos marcos teóricos como punto de partida, distintos criterios para fijar el límite entre el dominio (niveles) seleccionado y su ambiente y diferentes maneras de analizar y descomponer los elementos causales con que contribuye cada nivel. Los criterios de elección son pragmáticos. Si bien el objetivo

²⁵Darwin (1871) se refirió a la cooperación en los grupos humanos como un ejemplo posible de esta forma de selección y como un origen posible de la inclinación a la moralidad.

²⁶Es muy ilustrativo el ejemplo de selección de grupo provocada artificialmente en laboratorio. En una granja avícola resulta seleccionado el carácter de mayor productividad en grupos con aves menos agresivas. (Ver SOBER; WILSON, 1998, p. 121-123).

de los modelos es identificar causas del cambio evolutivo por selección, la causalidad es compartida entre el nivel inferior (genes) y el superior (interactores en varios niveles).

Kerr y Godfrey-Smith (2002) postulan el pluralismo sobre las unidades de selección y señalan la importancia evolutiva de la estructura de la población, el espacio en que ocurren realmente los procesos de selección. Estos autores evalúan los modelos y contribuyen con una representación matemática de los casos posibles de selección en varios niveles. Comparan dos perspectivas, una contextual o individualista en que se asigna la eficacia a los individuos y los grupos son considerados parte del contexto en que operan los individuos, sean organismos o genes. El parámetro considerado es un promedio de la eficacia de los individuos; la otra es una perspectiva colectiva que considera a los grupos como unidades. “registrando el resultado de todos los individuos dentro de un grupo para definir la productividad a nivel de grupo o eficacia del grupo” (KERR; GODFREY-SMITH, 2002, p. 480) . El énfasis del argumento, no está en la fuerza causal del grupo como agente de selección sino en la relación que existe entre los dos modelos. Puesto que hay equivalencia en las ecuaciones que representan cada uno de los procesos los autores proponen un “giro gestáltico” (*gestalt switch*) que permite pasar de una a otra representación de acuerdo a la necesidad del investigador. No se supone que alguno de los dos modelos sea superior al otro. Como heurística Kerr y Godfrey Smith recomiendan:

Deberíamos cultivar la habilidad de considerar a los grupos como unidades portadoras de eficacia en su propio derecho y considerarlos como parte del medio (*milieu*) que determina la eficacia de los individuos (KERR; GODFREY-SMITH, 2002, p. 479).

Sterelny y Kitcher (1988) y Kitcher (2004) se oponen al monismo y favorecen claramente un “pluralismo seleccionista genético” con múltiples representaciones entre las cuales destacan la importancia del modelo genético de explicación al afirmar que en cualquier proceso de selección la representación máximamente adecuada — y la que aporta más información sobre el proceso de selección —, es la que atribuye eficacia causal a las propiedades genéticas (STERELNY; KITCHER, 1988). Si bien admiten descripciones en términos organísmicos, de selección por parentesco y de selección de grupo, señalan que una descripción en cualquier nivel alto siempre incluye una descripción en el nivel básico, en términos genéticos, pero no a la inversa. De lo que se sigue que en otros niveles no hay unidades con propiedades causales independientes del nivel básico genético.

En una postura instrumentalista, calificada por Okasha (2006) como pluralismo global, Sterelny y Kitcher indican que en muchas ocasiones ni siquiera es posible indicar un “hecho objetivo” acerca del nivel o niveles en que actúa la selección; no hay una respuesta más correcta que otra y, por tanto, no hay una respuesta a la pregunta sobre cuál es la unidad de selección. Lo que torna al pluralismo un artefacto epistemológico.

Puede decirse que esta propuesta excluye el problema de identificación de unidades de selección porque no hay entre los interactores unidades reales que sean el foco de la selección o que, como lo sostenía Dawkins, sólo los replicadores cuentan como unidades en el proceso evolutivo.

Sterelny y Griffiths (1999) que adoptan la versión amplia del individualismo de Dugatkin y Reeve ²⁷ afirman:

De acuerdo a esta alternativa — individualismo en sentido amplio (broad individualism) — los grupos y las propiedades de los grupos (trait groups) son aspectos del ambiente en que ocurre la selección (STERELNY; GRIFFITHS, 1999, p. 167).

En consecuencia, ponen en duda que ciertos grupos — como tropas de babuinos y de lobos y familias de castores, que otros consideran verdaderas unidades cohesivas —, sean entidades genuinas.

Es interesante señalar que, bajo la misma concepción individualista amplia, Dugatkin y Reeve (1994), con mayor flexibilidad, avalan la traducción mutua entre varios modelos, de nivel básico a grupo y viceversa, sin dar primacía a alguno de ellos.

Lo que en realidad se consensuó en el tránsito de una a otra etapa del debate fue el esquema de selección en niveles múltiples. En cambio, bajo esa suerte de paraguas teórico se cobijan posturas diferenciadas. La representada por Wilson, Sober y muchos otros reconoce realidad a los interactores que pueden ser grupos; ello se manifiesta en los fenómenos de comportamiento social, la cooperación, el altruismo y otros casos en el nivel biológico y ecológico. En esta misma línea, Griffiths y Gray (1997, p.490) afirman:

Los casos de mutualismo, simbiosis y varias formas de sociedades representan diversos mecanismos por los cuales los individuos fisiológicos se erigen en nuevas unidades de evolución.

En un lugar casi extremo, Maynard Smith, influyente figura del evolucionismo, ha reiterado la convicción sobre la explicación individualista con foco en el gen por considerar simple su formulación matemática y el modelo más adecuado para investigar las causas, reconociendo que “la identificación de las unidades es un problema serio para la teoría evolutiva” (2002, p. 524)²⁸. El señala que es suficiente el empleo de la teoría de juegos para explicar la cooperación y el altruismo.

Un fenómeno observado desde tiempo atrás, la ritualización de la lucha en animales de la misma especie que no alcanza una escalada agresiva, se entiende como un proceso

²⁷Estos autores proponen el individualismo en sentido amplio según el cual “la mayor parte de la evolución proviene de la competencia reproductiva entre individuos de una población interreproductiva” (DUGATKIN; REEVE, 1994, p.107)

²⁸Maynard Smith ejercía un liderazgo claro en su opción por la selección individual. Acompañado de Hamilton (1967) aplica la teoría de juegos al análisis de las tasas extraordinarias de sexualidad (*extraordinary sex-ratios*), y a los casos de competencia entre especies entre otros (Cfr. MAYNARD SMITH; PRICE, 1973; OKASHA, 2005).

de selección individual, una “estrategia evolutivamente estable” (EEE). Esta estrategia indica que la conducta óptima para un individuo está en dependencia de la conducta de los demás individuos de la población:

Una EEE es una estrategia tal que, si todos los miembros de la población la adoptan, ninguna estrategia mutante podría invadir la población mediante selección natural (MAYNARD SMITH, 1982, p. 10).

El ejemplo favorito para ilustrar esta estrategia es el juego del Halcón y la Paloma en el que hay poblaciones compuestas por individuos con distintos patrones de conducta, uno agresivo y uno pacífico. El primero significa siempre agredir y el segundo, siempre retirarse. Evaluando ambas situaciones se predice que la estrategia estable es una en que la selección tiende al equilibrio.

Parecería ser más flexible la posición de Williams (1992), comentada por Lloyd (2005, nota 17). Williams afirma que la selección natural debe actuar siempre sobre entidades físicas y que es concebible que los interactores sean seleccionados desde el nivel molecular hasta el ecosistema. Y agrega que la selección de grupo, propuesta por Wilson, y los aspectos relacionados con la estructura de la población deben ser factores importantes en la evolución (LLOYD, 2005, p. 45-46). Sin embargo, sugiere que esos casos pueden ser representados en forma equivalente como ejemplos de selección individual.

7 Genes: limitaciones de la explicación individualista

El punto de vista genético de la selección recibió muchos comentarios críticos.²⁹ Algunos de ellos son:

1. Registro estadístico (*bookkeeping*) de frecuencias genéticas, que resulta de la selección: esta interpretación elude la dinámica interna causal del proceso.
2. La falacia del promedio (*averaging fallacy*), que considera una única fuerza selectiva, comparando el promedio de eficacia de los individuos a través de toda la población (SOBER; WILSON, 1998, p. 31-38).
3. El reduccionismo sobre los niveles de selección consiste en preferir el nivel genético como la explicación genuina. La objeción es que se excluyen los factores no genéticos del proceso de selección. Lloyd considera reduccionista al pluralismo genético adoptado por Sterelny y Kitcher; aunque no es clara esta atribución dado que estos autores no admiten, para alguna de las entidades, una historia causal real más allá del ámbito de la descripción. También es reductiva la ubicación de los

²⁹Las críticas provienen principalmente de Sober y Lewontin (1982), Sober (1984); Wimsatt (1980), Gould y Lloyd (1999), Jablonka y Lamb (1995), Gould (2002).

niveles superiores, como procesos indirectos o derivados (*by-products*) causalmente dependientes del nivel básico directo.³⁰

4. Incorrecta identificación de las unidades. La descripción de la selección en términos genéticos no basta para individuar las interacciones causales en varios niveles. Para ello es necesario contar con una teoría independiente (LLOYD, 2005).
5. Replicadores, genes y ambiente. La distinción replicador/interactor es una dicotomía inadecuada para comprender los procesos de desarrollo, herencia y evolución que son algo más que la transmisión de ADN. La replicación diferencial se extiende a todos los procesos de desarrollo. Genes y demás componentes están en paridad. (cfr. OYAMA; GRIFFITHS; GRAY, 2001).
6. Los genes no son los únicos replicadores. El proceso de transmisión es propio también de replicadores no genéticos con propiedades informacionales y teleofuncionales. Ellos son el conjunto de recursos del desarrollo que resultan adaptados por transmisión de similitudes a través de las generaciones (STERELNY et al, 1996; STERELNY, 2003). Estos autores no se apartan de la perspectiva de Dawkins, pero la ampliación del concepto de replicación incluye un enfoque evolucionista en otros procesos, como la herencia cognitiva y cultural.

Una visión alternativa, más cercana a la de Oyama et. al., plantea Griesemer (2000) con el término “reproductores” (*reproducers*) en lugar de replicadores, con el objetivo de integrar las unidades de herencia, desarrollo y evolución. Hay un esfuerzo por eliminar las dicotomías explicativas.

8 Niveles, jerarquía, individualidad, heredabilidad

Se señala a Lewontin (1970) como el iniciador de la propuesta de múltiples niveles de selección organizados jerárquicamente.³¹ Eldredge (1985) distingue las jerarquías ecológicas — interacciones que afectan la economía de los sistemas, como la transferencia de energía —, de las genealógicas, que aluden a la transferencia de información por vía de los replicadores. Otras contribuciones se centran en los procesos de surgimiento de los niveles o transiciones evolutivas desde la primordial molécula de ARN (ácido ribonucleico) hasta las colonias de organismos (BUSS, 1987; MAYNARD SMITH; ZSATHMARY, 1999).

Wimsatt (1976) ha dedicado un profundo análisis al concepto de niveles de organización. Y propone que son “divisiones jerárquicas de las cosas paradigmáticamente

³⁰Okasha (2006, caps. IV y V) trata in extenso el reduccionismo en niveles de selección.

³¹Novikoff, (1945), propuso niveles integrativos de organización con relaciones de todo a parte, cada nivel con propiedades emergentes. Campbell (1974), extiende el esquema de organización jerárquica a todos los niveles, incluido el cultural.

pero no exclusivamente materiales” con relaciones composicionales. En este sistema “anidado”, cada nivel es parte del anterior en una relación mereológica, de todo a partes.³² Pero este esquema no le parece suficiente a Hull (2001) quien prefiere optar por una jerarquía más abarcativa de interactores, replicadores y linajes en los que incluye tanto los componentes básicos, los genes, como la interacción organismo ambiente y la reproducción en nuevos grupos generacionales o linajes semejantes.

¿Cómo se individúan los niveles? La dificultad de distinguir niveles de selección discretos en la naturaleza en muchos casos estimula a Robert Wilson (2003) a sustituir el sistema estratificado con relaciones de composición por un sistema en que varios niveles se encuentran entrelazados (*entwined*). Entidades de varios niveles pueden estar co-instanciadas y sus propiedades fusionadas; pueden actuar en la misma dirección selectiva y, en esos casos, no es apropiado distinguir grados de contribución de cada nivel a la eficacia. Sin embargo, admite que la relación de fusión puede ser un suplemento explicativo, junto a la relación de estratificación, para ciertos casos en la naturaleza.

En el debate sobre niveles de selección, hay implícitas diversas conceptualizaciones de individualidad, distintos criterios, algunos extremadamente flexibles. La noción de individualidad tanto en su forma abstracta, general y filosófica como biológica³³ es un antiguo problema. ¿Que es lo que constituye una unidad, un todo? Santelices (1999) releva como propiedades esenciales de la individualidad biológica la singularidad genética, la homogeneidad genética y la autonomía. Hay dificultad para decidir si ciertos conjuntos, como las colonias de organismos, son múltiples individuos o una sola entidad funcionalmente integrada (WILSON, E. O., 1971).

El criterio de individuación de las especies, entidades cohesivas espacio-temporalmente localizadas y continuas (Ghiselin y Hull), es similar al empleado por Gould y Lloyd (1999) para postular a las especies como unidades de selección. Según estos autores las especies son “individuos darwinianos”, aquellos que poseen un comienzo y un fin, diferenciados y distinguibles, y poseen estabilidad suficiente.

Otros autores analizan el surgimiento de la individualidad en las transiciones evolutivas en los procesos de cooperación e integración en que se generan nuevos niveles (BUSS, 1987; MAYNARD SMITH; SZATHMÁRY, 1995; MICHOD, 1999).

Dawkins funda su defensa del seleccionismo genético en la propiedad de heredabilidad. Los genes contienen, y transmiten de generación en generación, la *información* para el fenotipo. Por tanto los replicadores son factores causales aunque la copia no sea perfecta.

Un glosario de evolución define *heredable* como “parcial o totalmente determinado por los genes, capaz de ser transmitido de un individuo a su descendencia”. Sterelny y

³² Acerca de la objetividad o realidad de los niveles, Wimsatt (1994) propone el criterio de solidez, (*robustness*) tomado de Lewins, para las cosas que son detectables, definibles, medibles, etc. en forma independiente.

³³ Dos obras de importancia tratan las transiciones evolutivas en relación a la emergencia de la individualidad, la cooperación y el conflicto entre niveles: Buss (1987) y Michod (1999).

Griffiths (1999, p. 385-386) definen *heredabilidad* como “Una medida de la probabilidad de que un descendiente tenga un carácter de sus padres”. Y *eficacia* (*fitness*) como “Una medida de la habilidad de un gen, organismo u otra unidad biológica de *reproducirse*.”³⁴

La “variación heredable en eficacia” es la formula sintética de selección. ¿Se puede atribuir heredabilidad a entidades colectivas como los grupos? En su análisis del problema, Okasha (2001) registra el hecho de que Sober no consideró un requisito la heredabilidad de grupo pero, posteriormente, al cambiar de idea lo afirmó.

La extensión de procesos de selección a ámbitos extragenéticos forma parte de explicaciones en ecología, etología, evolución cultural y otros sistemas. Cuatro distintos tipos de sistemas de herencia son reconocidos en los procesos de evolución por Jablonka y Lamb (2005): genético, epigenético, de conducta y simbólicos. Maynard Smith & Szathmari (1995) distinguen los sistemas de herencia por sus posibilidades combinatorias. Los sistemas extragenéticos tienen posibilidades limitadas de estados a diferencia de los genes y el lenguaje, que pueden mostrar un número indefinido de estados posibles en la evolución.

9 A modo de comentario final

Este trabajo intenta ser una guía, mostrar aspectos polémicos cuyo análisis debe ser profundizado, acerca del debate de niveles de selección. En su etapa tradicional, en los sesenta, la discusión se centró en la crítica a la selección y adaptación de grupo. En la siguiente etapa, a partir de mediados de los setenta, el debate se insertó en el marco más amplio de los niveles de organización y del paradigma de la selección en niveles múltiples; de los eventos de transición y la aparición de los niveles en el tiempo evolutivo en una perspectiva diacrónica (OKASHA, 2006); de los niveles de selección.

A su vez, se adoptó una estrategia metodológica menos apriorista con un vuelco hacia el análisis de los grupos sociales en diversas disciplinas y en especial de los grupos humanos y sus productos culturales. Aunque se proclamó el final del debate, es manifiesta la vigencia de un variado conjunto de problemas teóricos y empíricos involucrados. Los modelos de selección parental, recíproca y de grupo siguen en competencia en tanto que la importancia de los últimos en la explicación de la cooperación social se enfoca desde varios programas de investigación.

Uno de los casos testigo de selección de grupo, el fenómeno de la atenuación de la virulencia en virus y parásitos (SOBER; WILSON, 1998, p. 46), fue objetado por Williams (1966) y discutido por Robert Wilson (2004). Refuerza esta crítica un modelo computacional que interpreta este caso en un modelo de selección parental (WILD, D. G. et al 2009). Habrá que esperar respuestas, y no sólo de laboratorio.

³⁴Destaco los términos que aparecen con frecuencia con distintas connotaciones y distinto rol en el debate, lo que es fuente de bastantes discusiones

Hace años, Damuth y Heisler (1988) daban cuenta de la selección en niveles múltiples en dos modelos. Uno, SNM1, en que las unidades son los genes y los grupos son parte del ambiente de los genes, de tal modo que su eficacia (*fitness*) es el promedio de la eficacia de los genes. Y otro modelo, SNM2, en que genes y colectivos o grupos son unidades y la eficacia de los grupos es independiente de la de las partes que los componen. Okasha (2006), en su exhaustivo tratamiento del tema, considera esta distinción “crucial para dilucidar los niveles de selección”.

En este momento, casi con seguridad, nuevas publicaciones se generan y compiten sobre el tema. Y es muy posible que por un tiempo subsistan distintas perspectivas para ser analizadas y surjan tanto respuestas como preguntas nuevas.

Referências bibliográficas

BOYD, R. Homeostasis, species, and higher taxa. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 141-185.

BRANDON, R. Natural Selection. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2008. Disponível em: <<http://plato.stanford.edu/entries/natural-selection/>>. Acesso em: 26 abr. 2010.

BRANDON, R. The levels of selection. In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1982 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1982. p. 315-323. v. 1.

BUSS, L. W. *The evolution of individuality*. Princeton: Princeton University Press, 1987.

CAMPBELL, D. T. Downward causation in hierarchically organized biological systems. In: AYALA, F. J.; DOBZHANSKY, T. (Ed.). *Studies in the philosophy of biology: reduction and related problems*. Berkeley: University of California Press, 1974.

DAMUTH, J., HEISLER, I. L. Alternative formulations of multilevel selection. *Biology and Philosophy*, v. 3, n. 4, p. 407-430, Oct. 1988.

DARWIN, C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. New York: D. Appleton and company, 1871.

DAWKINS, R. Burying the vehicle. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 17, n. 4, p. 616-617, Dec. 1994.

DAWKINS, R. Replicators and Vehicles. In: KING'S COLLEGE SOCIOBIOLOGY GROUP. (Ed.). *Current problems in sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982. p. 45-64.

DAWKINS, R. *The blind watchmaker*. New York: Norton, 1986.

- DAWKINS, R. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- DUGATKIN, L. A.; REEVE, H. K. Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behavior*, v. 23, p. 101-133, 1994.
- ELDREDGE, N. *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Oxford University Press, 1985.
- FRANK, S. A. George Price's contributions to evolutionary genetics. *Journal of Theoretical Biology*, v. 175, n. 3, p. 373-388, Aug. 1995.
- FUTUYMA, D. J. *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- GASPER, P. An interview with Philip Kitcher. *Human Nature Review*, v. 4, p. 87-92, 2004.
- GAYON, J. From Darwin to today in evolutionary biology. In: HODGE, J.; RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 240-264.
- GHISELIN, M. T. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 536-544, 1974.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, S. J.; LLOYD, E. A. Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 96, n. 21, p. 11904-11909, Oct. 1999.
- GRIESEMER, J. Reproduction and the reduction of genetics. In: BEURTON, P. J.; FALK, R.; RHEINBERGER, H.-J. (Ed.). *The concept of the gene in development and evolution: historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 240-285.
- GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. Replicator II: judgement day. *Biology and Philosophy*, v. 12, n. 4, p. 471-492, Oct. 1997.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, v. 7, n. 1, p. 17-52, Jul. 1964.
- HODGE, J.; OLBY, R.; DELEHANTY, M. Natural selection as a causal theory. In: PITTSBURGH WORKSHOP IN HISTORY AND PHILOSOPHY OF BIOLOGY, 2001, Pittsburgh. *Proceedings of the Pittsburgh Workshop in History and Philosophy of Biology*. Center for Philosophy of Scienc. University of Pittsburgh, March 23-24 2001. <http://philsci-archive.pitt.edu/>

HULL, D. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

HULL, D. L.; LANGMAN, R. E.; GLENN, S. S. A general account of selection: biology, immunology and behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 24, n. 3, p. 511-528, Jun. 2001.

HULL, D. Units of evolution: a metaphysical essay. In: JENSEN, U. J.; HARRÉ, R. (eds.) *The philosophy of evolution*. Brighton, England: The Harvester Press, p. 23-44, 1981. Republicado In: BRANDON, R. N.; BURIAN, R. M. (Ed.). *Genes, organisms, populations: controversies over the units of selection*. Cambridge: MIT Press, 1984. p. 142-153.

JABLONKA, E.; LAMB, M. J. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.

KELLERT, S. H.; LONGINO, H. E.; WATERS, C. K. (Ed.). *Scientific pluralism*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 2006.

KERR, B.; GODFREY-SMITH, P. Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. *Biology and Philosophy*, v. 17, n. 4, p. 477-517, Sept. 2002.

KIMURA, M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, v. 217, n. 5129, p. 624-626, Feb. 1968.

KIMURA, M. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, v. 15, p. 237-240, 1969.

LEWONTIN, R. C. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 1, p. 1-18, 1970.

LLOYD, E. A. Units and levels of selection: an anatomy of the units of selection debates. In: SING, R. S. et al. (Ed.). *Thinking about evolution: historical, philosophical, and political perspectives*. New York: Cambridge University Press, 2001. p. 267-291.

LLOYD, E. A. Why the gene will not return. *Philosophy of Science*, v. 72, n. 2, p. 287-310, Apr. 2005.

MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of Biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.

MATTHEW, M.; ARIEW, A. Two ways of thinking about fitness and natural selection. *Journal of Philosophy*, v. 49, n. 2, p. 55-83, Feb. 2002.

MAYNARD SMITH, J. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

MAYNARD SMITH, J. Evolutionary progress and the levels of selection. In: NITECKI, M. H. (Ed.). *Evolutionary progress*. Chicago: University of Chicago Press, 1988. p. 219-230.

MAYNARD SMITH, J.; PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature*, v. 246, p. 15-18, Nov. 1973.

MAYNARD SMITH, J.; SZATHMÁRY, E. *The major transitions of evolution*. Oxford: W.H. Freeman, 1995.

MAYR, E. *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Cambridge: Harvard University Press, 1991.

MICHOD, R. E. *Darwinian dynamics: evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton: Princeton University Press, 1999.

MILLSTEIN, R. L. Natural selection as a population-level causal process. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 57, n. 4, p. 627-653, 2006.

NOVIKOFF, A. B. The concept of integrative levels and biology. *Science*, v. 101, n. 2618, p. 209-215, Mar. 1945.

OKASHA, S. *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Clarendon Press, 2006.

OKASHA, S. Maynard Smith on the levels of selection question. *Biology and Philosophy*, v. 20, n. 5, p. 989-1010, Nov. 2005.

OKASHA, S. Why won't the group selection controversy go away? *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 52, n. 1, p. 25-50, 2001.

OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. What is developmental systems theory? In: OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.

REEVE, K.; KELLER, L. Levels of selection: burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues. In: KELLER, L. (Ed.). *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, 1999.

ROSE, M. R.; LAUDER, G. V. (Ed.). *Adaptation*. San Diego: Academic Press. 1996.

SANTELICES, B. How Many Kinds of Individual are there? *Trends in Ecology and Evolution*, v. 14, n. 4, p. 152-155, Apr. 1999.

SANTILLI, E. Darwin y la filosofía del siglo XX: el conocimiento y la mente. In: ALTUNA, C. A.; UBILLA, M. (Ed.). *El prisma de la evolución: a 140 años del origen de las especies*. Montevideo: DIRAC, 2000. p. 112-134.

SANTILLI, E. El valor metodológico y didáctico de las controversias científicas. *Episteme*, v. 3, n. 7, p. 128-138, 1998.

SMITH, J. M. Commentary on Kerr and Godfrey-Smith. *Biology and Philosophy*, v. 17, n. 4, p. 523-527, Sept. 2002.

SOBER, E. Holism, individualism, and the units of selection. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 1984. p. 184-209.

SOBER, E. Realism, Conventionalism, and Causal Decomposition in Units of Selection: Reflections on Samir Okasha's Evolution and the Levels of Selection. *Philosophy and Phenomenological Research*. <http://philosophy.wisc.edu/sober/recent.html>, 2009.

SOBER, E.; LEWONTIN, R. C. Artifact, cause and genic selection. *Philosophy of Science*, v. 49, n. 2, p. 157-180, Jun. 1982.

SOBER, E.; WILSON, D. S. A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philosophy of Science*, v. 61, n. 4, p. 534-555, Dec. 1994.

SOBER, E.; WILSON, D. S. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1998.

STERELNY, K.; GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1999.

STERELNY, K.; KITCHER, P. The return of the gene. *The Journal of Philosophy*, v. 85, n. 7, p. 339-61, 1988.

STERELNY, K.; SMITH, K. C.; DICKINSON, M. The Extended Replicator. *Biology and Philosophy*, v. 11, n. 3, p. 377-403, Jul. 1996.

THOMPSON, N. S. Shifting the natural selection metaphor to the group level. *Behavior and Philosophy*, v. 28, n. 1-2, p. 83-101, 2000.

TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, v. 46, n. 1, p. 35-57, Mar. 1971.

WADE, M. J. A critical review of the models of group selection. *The Quarterly Review of Biology*, v. 53, n. 2, p. 101-114, Jun. 1978.

WALSH, D. M. Bookkeeping or Metaphysics? The units of selection debate. *Synthese*, v. 138, n. 3, p. 337-361, Feb. 2004.

WATERS, C. K. Tempered realism about the force of selection. *Philosophy of Science*, v. 58, n. 4, p. 553-573, Dec 1991.

WATERS, C. K. Why genic and multilevel selection theories are here to stay. *Philosophy of Science*, v. 72, n. 2, p. 311-333, Apr. 2005.

WILD, G.; GARDNER, A.; WEST, S. A. Adaptation and the evolution of parasite virulence in a connected world. *Nature*, v. 459, n. 7249, p. 983-986, Jun. 2009.

WILLIAMS, G. C. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press, 1966.

WILLIAMS, G. C. *Natural selection: domains, levels, and challenges*. New York: Oxford University Press, 1992.

WILSON, R. A. Test cases, resolvability, and group selection: a critical examination of the myxoma case. *Philosophy of Science*, v. 71, n. 3, p. 380-401, Apr. 2003.

WILSON, D. S. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 72, n. 1, p. 143-146, Jan. 1975.

WILSON, D. S. Social semantics: toward a genuine pluralism in the study of social behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 21, n. 1, p. 368-373, Jan. 2008.

WILSON, D. S.; SOBER, E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 17, n. 4, p. 585-654, Dec. 1994.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, v. 82, n. 4, p. 327-348, Dec. 2007.

WILSON, E. O. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1975.

WILSON, E. O. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press, 1971.

WILSON, R. A. Levels of selection. In: GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. p.141-162. (Handbook of the Philosophy of Science, v. 3).

WILSON, R. A. Pluralism, entwinement and the levels of selection. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 3, p. 531-552, Jul. 2003.

WIMSATT, W. Reductionism, levels of organization, and the mind-body problem. In: GLOBUS, G. G.; MAXWELL, G.; SAVODNIK, I. (Ed.). *Consciousness and the brain: a scientific and philosophical inquiry*. New York: Plenum Press, 1976. p. 202-267.

WIMSATT, W. The ontology of complex systems: levels of organization, perspectives and causal thickets. *Canadian Journal of Philosophy*, v. 20 (suppl), p. 207-274, 1994.

WYNNE-EDWARDS, V. C. *Animal dispersion in relation to social behavior*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.

WYNNE-EDWARDS, V. C. Commentary. *Current Contents*, v.25, n.23, p.198, Jun. 1980.

APROXIMAÇÃO EPISTEMOLÓGICA À BIOLOGIA EVOLUTIVA DO DESENVOLVIMENTO

Gustavo Caponi

1 Apresentação

No meio século que vai de 1940 a 1990, o devir da biologia evolutiva esteve regido pelo Neodarwinismo; e esse modo de entender os fenômenos evolutivos se constituiu na referência básica, e quase exclusiva, de toda a reflexão epistemológica sobre essa disciplina, que se desenvolveu entre 1960 e 1999. Durante esse período, a filosofia da biologia evolutiva foi um esforço por elucidar e estabelecer os princípios fundamentais e os conceitos constitutivos do modo neodarwiniano de interrogar o vivente; e este se transformou em padrão e modelo do que essa ciência devia e podia ser. Na ordem neodarwiniana a teoria da seleção natural foi a chave reitora de toda a biologia evolutiva; e a filosofia da biologia assumiu essa contingência histórica como se ela fosse uma necessidade da razão. Como Kant fez com a física newtoniana, os filósofos da biologia erigiram uma teoria particular, a teoria da seleção natural, na chave para definir os limites, as condições de possibilidade e os objetivos explanatórios de toda uma ciência.

Esse compromisso entre reflexão filosófica e posições científicas era, porém, inevitável e até legítimo: “Os filósofos da ciência”, como disse recentemente Ron Amundson (2005, p. 2), repetindo, talvez sem saber, uma velha lição bachelardiana (cf. BACHELARD, 1991 [1951]), “devem assumir o conhecimento científico contemporâneo como seu ponto de partida, e eles não devem pretender ter uma sabedoria superior à de seus colegas científicos”. Hoje, entretanto, essa atitude com relação ao Neodarwinismo e à teoria da seleção natural já não é mais nem sustentável nem justificável: o surgimento e a consolidação desse novo capítulo da biologia evolutiva, que é a biologia evolutiva do desenvolvimento, também chamada evo-devo, obriga-nos a reconsiderar e a rediscutir

alguns aspectos centrais dessa concepção da biologia evolutiva que a filosofia da biologia construiu à luz da nova síntese instaurada na década de 1940.

Se quisermos entender essa nova biologia evolutiva, essa outra “nova síntese”, que está em vias de constituição (cf. LAUBICHLER, 2007, p. 342), teremos que revisar, ampliar e reformular, embora não necessariamente impugnar, a maior parte do que foi até agora dito ou pressuposto sobre o que constitui a biologia evolutiva. Sem pretender arrasar, ou sequer desprezar, o já construído pela nova síntese, os teóricos da evo-devo, tal como exprime a imagem proposta por Wallace Arthur (2004a, p. 72), estão construindo um segundo pilar da biologia evolutiva. Um pilar complementar, mas independente, daquele constituído pela teoria da seleção natural e seu cambiante exército de hipóteses auxiliares. Agora uma segunda teoria da evolução está sendo construída e os filósofos da biologia podem contribuir para clarificar os seus contornos e a sua arquitetura, a tornar mais claros seus pressupostos e conceitos fundamentais e a mostrar como é que ela se articula com a sua irmã maior. É verdade que nem sempre uma mudança ou uma ampliação no universo das teorias científicas coloca problemas que promovam e exijam reflexões filosóficas; mas, conforme eu espero poder mostrar a seguir, esse não é o caso: as mudanças teóricas associadas ao surgimento da evo-devo são muito radicais para deixar de exigir algumas elucidações filosóficas.

Não acredito, entretanto, que essa revisão da concepção (filosófica) herdada da biologia evolutiva à que estou me referindo, implique que esta deva ser condenada totalmente. Uma revisão pode não exigir outra coisa que um ajuste em determinados detalhes e uma melhor elucidação de alguns problemas fundamentais que agora, à luz dos novos desenvolvimentos teóricos, já não parecem tão claros. Embora as mudanças teóricas sejam muito importantes e, à primeira vista, totalmente contrárias a essa imagem recebida, acredito que o que nos espera é uma ampliação, e não um abandono, da dita imagem. Analogamente a como os desenvolvimentos da evo-devo não implicam um questionamento, e sim uma complementação, da teoria da seleção natural, a revisão da concepção epistemológica herdada da biologia evolutiva, embora imprescindível, pode não exigir mais do que uma elucidação adicional: uma análise um pouco mais precisa e abrangente dos pressupostos e objetivos fundamentais da ciência da evolução.

2 Uma nova teoria da evolução¹

A primeira, e a mais importante, dessas mudanças teóricas em curso, a que me refiro, pode ser individualizada, comparando os objetivos explanatórios da biologia evolutiva do desenvolvimento com aqueles da teoria da seleção natural. O que os teóricos da evo-devo querem explicar não parece ser o mesmo que aquilo que os neodarwinistas ortodoxos consideram digno de explicação. Essa diferença, entretanto, não é fácil de

¹ Em Caponi (2008a), poderá ser encontrado um desenvolvimento mais detalhado e aprofundado das análises e teses desta seção.

dimensionar e de caracterizar. Amundson (2005, p. 23) diz que, enquanto o darwinismo ortodoxo procura uma explicação da mudança das formas, a evo-devo recuperaria o objetivo de explicar a origem dessas formas. Mas, como outros autores (por exemplo: AZKONOBETA, 2005, p. 130-132), Amundson (2005, p. 229-230) também descreveu a diferença que a esse respeito existiria entre ambas as perspectivas, dizendo que os teóricos da evo-devo estariam mais interessados na unidade de tipo do que nas diferenças ou divergências produzidas pelas exigências da seleção natural; e esta me parece uma tese definitivamente melhor encaminhada do que a anterior. Aquilo que constitui a primeira e grande novidade da evo-devo é o retorno desse interesse pelas semelhanças, que contrasta com o interesse pelas diferenças, característico tanto do darwinismo clássico como do darwinismo neosintético.

Mas essa divergência de interesses deve ser entendida como algo mais profundo que uma simples questão pragmática: trata-se de uma diferença que envolve uma divergência no nível dessas pressuposições fundamentais que Stephen Toulmin (1961, p. 44-66) chamou *ideais de ordem natural*. Estes são pressupostos que, para uma teoria particular, definem o que é o caso quando nada ocorre e, assim, estabelecem o horizonte de permanência sobre o qual irrompem os fatos a serem explicados por dita teoria. Um ideal de ordem natural, poderíamos dizer, define o estado ou o devir das coisas que se considera óbvio, necessário, natural, de por si compreensível, e, por isso, carente de toda necessidade de explicação. Sendo precisamente o desvio ou a ruptura dessa ordem o que aparecerá como merecedor de explicação (TOULMIN, 1961, p. 45).

Assim, e como exemplo paradigmático de ideal de ordem natural, Toulmin (1961, p. 56) propõe-nos o Princípio de Inércia: *todo corpo continua em estado de repouso, ou de movimento retilíneo e uniforme, a menos que seja compelido a mudar dito estado de movimento por aplicação de uma força*. Esta primeira lei de Newton nos diz, com efeito, que a permanência de um corpo em qualquer desses dois estados é o esperável, o normal, o natural. O que deve ser explicado, portanto, é a saída do repouso ou a saída do movimento retilíneo uniforme; e toda a física newtoniana nos oferece o modo de explicar e calcular os desvios desse estado em virtude de certas forças e leis adicionais como, por exemplo, a lei de gravitação.

Embora esse princípio hoje nos resulte óbvio, por sua aparente trivialidade, ele define, ao mesmo tempo, como são as coisas quando nada ocorre, o quê significa que algo ocorra e qual deve ser a natureza da causa desse acontecimento que ocorre. Se um corpo estiver em repouso ou em movimento retilíneo uniforme, então nada ocorre, nada deve ser explicado. Mas, se ele se desviar desse estado, a teoria define o repertório de forças que nos permitiriam, não somente explicar e prognosticar esse desvio, mas também calcular a sua magnitude e o seu sentido. As indagações deverão versar, então, sobre o modo com que esse repertório de forças terá que ser utilizado, eventualmente ampliado ou modificado, para assim poder construir essas explicações e prognósticos.

Mas, como outros aspectos da gramática científica, os ideais de ordem natural são

regionais: diferentes teorias científicas, no interior de diferentes domínios disciplinares, obedecem a ideais diferentes. Cabe, por isso, que nos perguntemos pelo ideal de ordem natural sobre o qual se funda a teoria da seleção natural: a teoria que, desde Darwin até a nova síntese, foi a chave ordenadora da biologia evolutiva. A pergunta a ser formulada, neste caso, seria a seguinte: *O que é um fenômeno evolutivo para a teoria da seleção natural?* Quer dizer: *O que é que para ela merece explicação? Sobre qual horizonte de permanência se recortam os fatos que a teoria da seleção natural pretende explicar?* E a resposta que se pode dar é a seguinte: tanto no universo darwiniano clássico como no universo da nova síntese, é a variedade das formas biológicas o que deve ser explicado e justificado. Quer dizer: são as diferenças entre os seres vivos que devem ser explicadas, como aquilo que, a princípio, não tínhamos por que esperar.

O movimento retilíneo uniforme do mundo darwiniano, aquilo que nele constitui o estado natural das coisas, seu ideal de ordem natural, é sempre a permanência da forma ancestral comum; e é o afastamento dessa forma ancestral o que, em cada caso particular, deve ser explicado. Na natureza darwiniana *differentiae non sunt multiplicanda praeter necessitatem*²; e é nesse sentido que podemos falar de um princípio de parcimônia ontológica que ali funcionaria como ideal de ordem natural. Para o darwinismo não há diferença que não tenha uma razão de ser; e essa razão de ser deve ser encontrada, caso a caso, conforme os delineamentos da teoria da seleção natural. É esta, com efeito, a que nos ensina a reconstruir, para cada caso particular, esse balanço entre lucros e perdas que se constitui na razão de ser de todas as diferenças. Para cada afastamento da forma ancestral, deve haver alguma explicação que nos mostre que essa diferenciação responde a uma pressão seletiva que deve ser identificada (cf. CAPONI, 2004a).

Na biologia evolutiva do desenvolvimento, em troca, é a própria permanência da forma ancestral o que mais imediatamente aparece como aquilo que necessita de explicação. Antes de qualquer outra coisa, as constrições desenvolvimentais sobre as que tanto insistem os teóricos da evo-devo, e sobre as que voltaremos um pouco mais abaixo, são forças que preservam certos esquemas morfológicos ancestrais e nos permitem explicar as semelhanças existentes entre diferentes táxons, não obstante as diferentes pressões seletivas a que eles estão, ou estiveram, submetidos. Mas, do mesmo modo com que a variedade de formas se torna interessante quando é projetada sobre um ideal de ordem natural — fazendo com que a preservação das semelhanças ancestrais seja esperada —, essa unidade de tipo sobre a qual se interessa a biologia evolutiva do desenvolvimento só pode nos surpreender à medida que contradiz a expectativa de um mundo mais rico em formas alternativas do que aquele que efetivamente existe.

É por isso que se pode dizer que a evo-devo obedece a um ideal de ordem natural diferente daquele que guia as indagações do darwinismo ortodoxo e do neodarwinismo. Essas presumem a permanência da forma ancestral como sendo aquilo que não precisa

² As diferenças não devem ser multiplicadas sem necessidade.

de explicação; e seu objetivo característico é explicar os desvios e afastamentos dela que a evolução produz. A evo-devo, em troca, presume a variedade das formas como aquilo que não precisa explicação: se algo é possível por que a evolução não o produziria? Assim, o que ali aparece como mais necessitado de explicação é que, malgrado o variado e o peremptório das exigências ecológicas a que estão submetidos os seres vivos, existam algumas constantes morfológicas que persistem ao interior de grandes grupos taxonômicos, ainda que os clados que os integram tenham estado submetidos a pressões seletivas de índole totalmente diversa. As alternativas morfológicas efetivamente ensaiadas pela evolução parecem restringir-se a alguns temas fundamentais que persistem como denominador comum de uma pluralidade, mais ou menos ampla, de variantes; e fora deles nenhuma alternativa é explorada. É a isso que se referia Stephen Jay Gould (2002, p. 347) quando escrevia:

A não-homogeneidade do morfoespaço parece tão obviamente intrínseca à natureza (os leões perto dos tigres, com um grande salto que separa todos os gatos dos cães e dos lobos), que raramente consideramos os problemas que isso coloca. Uma vez que a evolução veio a ser paradigmática, a herança e a filiação se erigem na razão mais óbvia para ordenar as semelhanças refletidas em nossas hierarquias taxonômicas. Mas a simples filiação não resolve todos os problemas suscitados por esses grupamentos discretos que se dão no espaço fenotípico; ainda temos que nos perguntar por que algumas formas atraem essas concentrações de diversidade, e por que existem esses grandes espaços vazios em algumas regiões, concebíveis e não obviamente disfuncionais, do morfoespaço potencial.

Regiões aparentemente saturadas e regiões intermediárias vazias do morfoespaço são as duas faces de um mesmo problema: há constantes morfológicas que se mantêm e das quais a evolução parece não poder se afastar. O fato de que existam arquiteturas biológicas proibidas, impossíveis ou muito difíceis de serem ensaiadas pela evolução, e o fato de que haja regiões desocupadas do morfoespaço implicam que há necessidades ou exigências arquiteturais que não podem ser dribladas. E são essas mesmas exigências as que explicam a persistência dessas constantes morfológicas que a evolução se obstina em respeitar. Por isso, ao querer explicar essa ocupação enviesada, ou irregular, do morfoespaço de que falava Gould, a biologia evolutiva do desenvolvimento não faz outra coisa do que explicar a persistência de certas semelhanças ou constantes morfológicas; e é nesse sentido que se pode dizer que a biologia evolutiva do desenvolvimento procura uma explicação precisamente para aquilo que a teoria da seleção natural supõe como ideal de ordem natural.

Essa diferença de interesses não deve ser pensada, entretanto, sob a forma da contradição (cf. AMUNDSON, 2001a, p. 306). Os ideais de ordem natural a que obedecem uma e outra perspectiva promovem agendas de investigação divergentes e põem em foco

questões de naturezas diferentes; mas tais ideais não são teorias em conflito (ARTHUR, 2004a, p. 8). Os ideais de ordem natural não afirmam nada sobre a realidade: eles simplesmente definem a natureza dos problemas que nossas teorias devem colocar e devem tentar resolver. Contudo, falar de dois ideais de ordem natural implica falar de duas teorias diferentes; e isso nos leva a reconhecer que o espaço disciplinar da biologia evolutiva já não se ordenaria só em virtude da teoria da seleção natural.

Outra teoria estaria surgindo: uma segunda teoria que, sem ser contrária à teoria da seleção natural, mas tampouco sem ser a sua auxiliar ou subsidiária, viria explicar aquilo que esta, por sua própria natureza, e não por uma limitação conjuntural, não podia explicar. E se isto é assim, poder-se-ia dizer que Gould (2002) tinha razão ao insistir no fato de que a biologia evolutiva estaria passando pela maior transformação desde sua fundação em 1859. Uma transformação, sem dúvida, mais radical do que aquela operada em 1940, quando da constituição da nova síntese: ali a teoria da seleção natural conservava, e inclusive reforçava, o seu lugar de eixo ou pivô central; e é isso o que agora está mudando. Já não se trata somente de admitir que outros fatores podem vir a perturbar ou a limitar a atuação da seleção natural: trata-se de reconhecer que uma explicação plena do fenômeno evolutivo requer coordenadas teóricas que não podem ser definidas em termos da própria teoria da seleção natural.

Essa nova teoria, como acontece em geral com as teorias biológicas e como ocorreu inicialmente com a própria teoria da seleção natural, carece ainda de uma formulação totalmente explícita e sistemática. Ela está, de algum modo, tacitamente pressuposta pelos desenvolvimentos empíricos e teóricos da evo-devo, e disseminada neles. Mas a individualização do ideal de ordem natural que pauta esses desenvolvimentos pode nos servir para torná-la mais clara e explícita. Partindo de uma analogia entre o princípio de inércia e essa enunciação particular do ideal de ordem natural darwiniano, que é o princípio de Hardy-Weinberg (CAPONI, 2005a), Elliot Sober (1984, p. 13 e ss.) pôde apresentar a teoria da seleção natural como uma teoria de forças, análoga, nesse sentido particular, à mecânica clássica. Do mesmo modo, poderia ser possível apresentar essa nova teoria pressuposta pela evo-devo como sendo uma teoria sobre as forças que explicariam por que o padrão (*pattern*) morfológico gerado pela evolução só ocupa uma parte restringida de um morfoespaço que, *a priori*, parecia oferecer mais possibilidades do que as efetivamente atualizadas.

O estado de força zero nessa teoria seria um morfoespaço exaustivo ou, pelo menos, homoganeamente ocupado; e as restrições desenvolvimentais seriam as forças que fazem com que a evolução só o ocupe parcial e irregularmente, quase saturando algumas regiões e deixando outras vazias (cfr. SCHWENK; WAGNER, 2003, p. 58; ARTHUR, 2004b, p. 284; SANSOM, 2009, p. 444). Entra assim em jogo uma nova categoria de fatores causais que, junto com a seleção natural, também estariam pautando o caminho da evolução. Se trata do modo pelo qual, as exigências organizacionais da ontogênese, as restrições desenvolvimentais, impõem uma sequência, uma direção, e não só um

limite, à filogênese.

É verdade, porém, que, da mesma maneira com que a teoria da seleção natural, às vezes, pode e deve explicar convergências morfológicas e a ocasional estabilidade de alguns traços³, a evo-devo também pode e deve explicar o surgimento de novidades morfológicas. Mas, do mesmo modo com que a teoria da seleção natural só explica esses fenômenos apelando a forças de mudança e diferenciação que se neutralizam produzindo estabilidade ou fazem divergir formas de origem diferente em direções convergentes, a evo-devo só se interessa em explicar essas novidades na medida em que elas são projetadas sobre esse universo de restrições que permitem explicar a ocupação enviesada do morfoespaço à qual acabo de me referir. Sem a prévia referência a essas restrições que explicam essa ocupação desigual do morfoespaço, as invenções evolutivas não seriam interessantes para a biologia evolutiva do desenvolvimento.

Mas, além da novidade que implica em falar de uma nova teoria da evolução, complementar, mas não auxiliar, à teoria da seleção natural, o fato é que falar de um controle que a ontogenia exerceria sobre a filogênese, já apresenta, de por si, algumas dificuldades muito importantes para essa imagem da biologia evolutiva que, à luz da nova síntese, a filosofia da biologia construiu nas últimas décadas. A primeira dessas dificuldades tem a ver com a distinção entre explicações variacionais e explicações transformacionais da mudança evolutiva (LEWONTIN, 1985; SOBER, 1984; CAPONI, 2005b); e a segunda se relaciona com a clássica distinção entre uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas (MAYR, 1962; JACOB, 1970; ARIEW, 2003; CAPONI, 2000, 2001 e 2004b).

3 A explicação variacional na biologia evolutiva do desenvolvimento⁴

Conforme Lewontin (1985, p. 86) e Sober (1984, p. 149) apontaram, podemos tentar explicar os processos de mudança que ocorrem em qualquer sistema natural ou social apelando para dois tipos de teorias: as desenvolvimentais ou transformacionais e as variacionais ou seletivas. As do primeiro tipo, nos dizem estes autores, tentam explicar a evolução de um sistema em virtude de mudanças simultâneas e conjugadas que ocorrem em todos e em cada um dos seus componentes. As do segundo tipo, enquanto isso, explicam as mudanças do sistema em virtude de fatores que produzem alterações nas proporções de seus componentes. Esses componentes, se pensa, diferem uns dos outros em algumas características, ou seja, variam; e o conjunto como um todo se modifica por causa de uma alteração na representação proporcional das diferentes

³ Nota do Org.: os termos 'traço' e 'característica' estão sendo usados como sinônimos neste e nos outros capítulos desta obra.

⁴ Em Caponi (2008b), poderá ser encontrado um desenvolvimento mais aprofundado e detalhado das análises e teses desta seção.

variantes cujas propriedades específicas permanecem inalteradas (LEWONTIN, 2000, p. 9).

Assim, como exemplo paradigmático de explicação transformacional é inevitável citar nossa concepção da ontogênese. Um embrião se desenvolve em virtude de uma multidão de mudanças paralelas e conjugadas que ocorrem nas células que o compõem: estas se multiplicam e se diferenciam seguindo determinadas pautas e trajetórias; e o resultado total desse processo é o desenvolvimento do organismo. Podem ser citados, contudo, exemplos de outra natureza: se afirmarmos que “como grupo, as pessoas de setenta anos são mais grisalhas e mais esquecidas do que o conjunto das que têm 35 anos, porque a mente e o corpo de todos os indivíduos envelheceram”, estamos dando uma explicação transformacional do estado geral desse grupo de pessoas (LEWONTIN, 2000, p. 8). Em ambos os casos, o sistema total, organismo ou grupo humano, alterou-se porque assim o fizeram paralelamente todos, ou a maior parte, dos seus elementos.

Em contrapartida, se dissermos que o tamanho médio de uma carga de ervilhas diminuiu porque foi passado por um crivo que eliminou as ervilhas maiores, estamos dando uma explicação seletivista dessa mudança: o sistema se modifica porque, pela mediação de um processo seletivo, altera-se a frequência e a proporção dos seus componentes. Mas esses componentes, supõe-se, não sofreram individualmente nenhuma mudança de tamanho. E o exemplo de um processo de crivo é pertinente porque as explicações seletivas supõem sempre algum tipo de

processo eliminatório no qual algumas variantes persistem enquanto que outras desaparecem; desse modo, a natureza do conjunto muda sem nenhuma mudança sucessiva nos elementos individuais (LEWONTIN, 1985, p. 86).

Mas, no que tange ao nosso assunto, o melhor modo de entender a distinção entre explicações transformacionais e seletivas é a comparação entre a teoria transformacional de Lamarck e a teoria seletivista de Darwin.

Na teoria de Lamarck, “as espécies se alteravam no tempo porque cada organismo individual no interior da espécie sofria as mesmas mudanças”. Nessa teoria, como bem o dizia Lewontin (1985, p. 85), os organismos individuais são “os sujeitos das mudanças evolutivas”; quer dizer: as transformações que neles ocorrem são as que “produzem a evolução”. Assim, aquele que explique essas alterações ontogenéticas poderia também explicar o fenômeno evolutivo congregando estas narrações de processos individuais de desenvolvimento em uma explicação do fenômeno coletivo. Enquanto isso, “a teoria darwiniana da evolução orgânica se apoia em um modelo variacional” (LEWONTIN, 2000, p. 9): nela, o fenômeno evolutivo nem pode nem necessita ser explicado pela congregação de narrações de processos individuais de transformação. Segundo essa teoria, uma população “se modifica não porque cada indivíduo passa por desenvolvimentos paralelos durante a vida, e sim porque existe variação entre os indivíduos e algumas variantes produzem mais descendentes do que outras” (LEWONTIN, 2000, p. 9).

Assim, e “diferentemente da história desenvolvimental, o enfoque selecionista não explica o fato no nível populacional por agregação de explicações individuais” (SOBER, 1984, p. 155). “Em lugar de reunir narrações desenvolvimentais individuais em uma única explicação de um fato populacional”, Darwin, nos diz Sober (1984, p. 150), “colocou a questão num nível irreduzivelmente populacional”. Na teoria lamarckiana, do mesmo modo que em qualquer outra teoria transformacional da evolução que possa ser proposta, o que em definitivo é explicado, o que constitui o seu objetivo explanatório, é como os organismos de um determinado tipo chegaram a ter a forma que de fato têm. Na teoria darwiniana, em troca, o que se busca explicar é a composição da população. Ou dito de outro modo: enquanto a teoria darwiniana explica perfis populacionais, as teorias transformacionais explicam perfis orgânicos individuais. Seria o organismo que inicial e paulatinamente se modificaria; e a soma e a concatenação desses fenômenos fisiologicamente verificáveis explicariam a evolução geral das formas orgânicas. A ontogênese seria, então, a causa da filogênese.

O interessante, e o que pode resultar problemático, é que, à primeira vista, esta última ideia parece estar de volta: a biologia evolutiva do desenvolvimento assume que toda inovação evolutiva possível, toda variação que possa se oferecer ao escrutínio da seleção natural, tem que previamente tomar corpo em uma alteração ontogenética viável (AMUNDSON, 2001a, p. 314; SCHWENK; WAGNER, 2003, p. 59). Para que uma variação fenotípica surja e possa entrar em competição darwiniana com outras, algo no processo da ontogênese tem que ser atrofiado ou hipertrofiado, agregado ou suprimido, transposto ou deformado, adiado ou antecipado (ARTHUR, 2002, p. 760; ARTHUR, 2004a, p. 216). Seja qual for a índole dessa alteração, ela tem que cumprir com dois requisitos fundamentais: em primeiro lugar ela tem que ser acessível ao sistema em desenvolvimento (MAYNARD SMITH et al., 1985, p. 269; RAFF, 2000, p. 78); quer dizer: ela tem que ser uma alteração passível de ser produzida nesse mesmo processo ontogenético e por ele mesmo (cf. ARTHUR, 1997, p. 48; AZKONOBETA, 2005, p. 118). Em segundo lugar, ela tem que ser tal que nem aborte esse processo nem gere um monstro totalmente inviável (AMUNDSON, 2001a, p. 320).

Além de física ou fisiologicamente possível, uma mudança evolutiva tem que ser ontogeneticamente possível (cf. AMUNDSON, 2005, p. 231; AZKONOBETA, 2005, p. 118): a ontogênese pode ou não recapitular a filogênese; mas, com certeza, ela a limita e a orienta (cf. HALL, 1992, p. 11; WILKINS, 2002, p. 384; AMUNDSON, 2005, p. 90). A limita estabelecendo quais modificações são viáveis e quais não; mas ao fazer isso também a orienta: se um traço A_1 pode mudar para a forma A_2 ou para a forma A_3 , mas a viabilidade de A_2 depende de que, simultaneamente, ocorra outra série complexa de mudanças em outros traços, e a viabilidade de A_3 não depende dessa coincidência feliz; então, A_3 será uma mudança mais provável que A_2 . Para a evolução, para dizê-lo de outro modo, o estado A_3 será mais acessível que o estado A_2 ; e isto pode explicar que A_3 se dê, e não A_2 , malgrado que nós pudéssemos imaginar que A_2 seria darwinianamente

mais eficaz que A_3 (cf. SANSOM, 2009, p. 444).

A ideia de que a ontogenia, de algum modo, pauta a filogenia parece, com efeito, estar implicando o retorno a uma explicação desenvolvimental ou transformacional da mudança evolutiva: uma explicação alheia ao caráter variacional da teoria darwiniana. Quer dizer: a evo-devo pareceria querer explicar os fenômenos evolutivos considerando-os como os agregados ou as resultantes de mudanças ocorridas no nível do organismo individual; e é assim que alguns autores estão falando de um retorno ao desenvolvimentismo em biologia evolutiva (por exemplo: DEPEW; WEBER, 1995, p. 393). Mas, para que a evo-devo possa ser pensada como um verdadeiro retorno ao desenvolvimentismo, seria necessário pensar que as suas posições supõem a reabilitação de uma teoria preweismanniana da herança; e isto definitivamente não ocorre: a transmissão das características adquiridas não é o mecanismo pelo qual a ontogenia incidiria na filogenia. O controle daquela sobre esta está sendo pensado de uma maneira que também pode ser caracterizada como variacional ou seletional; e, portanto, também compatível e afim à perspectiva do darwinismo ortodoxo e do neodarwinismo.

Isto pode ser esclarecido recorrendo ao conceito de seleção interna ou desenvolvimental que foi originalmente proposto por Lancelot Law Whyte (1965) e recentemente retomado por Wallace Arthur (2000, p. 54; 2004a, p. 121). Este conceito, absolutamente distinto e irreduzível ao conceito de seleção natural, alude ao fato de que, embora a variação possível da informação hereditária possa ser isotrópica como Alfred Russell Wallace (1891, p. 158) queria, de fato, a oferta de alternativas a serem escrutinadas pela seleção natural não o é (ARTHUR, 1997, p. 251 e ARTHUR, 2004a, p. 90). Entre a variação genética e a seleção natural parece estar operando outro filtro: aquele que discrimina entre re-programações viáveis e re-programações inviáveis da ontogênese; e o que a evo-devo nos permitiria é precisamente compreender como esse filtro estaria pautando a trilha da evolução (ARTHUR, 1997, p. 218 e ARTHUR, 2004a, p. 122).

Segundo Whyte (1965, pp. 7-8), a seleção interna ou desenvolvimental poderia ser definida de duas formas complementares: uma seria como “seleção interna de mutantes no nível molecular, cromossômico e celular em função da sua compatibilidade com a coordenação interna de um organismo”; e a outra seria como “restrição das direções hipoteticamente possíveis da mudança evolutiva por fatores organizacionais internos”. No primeiro caso, me atrevo a dizer, a seleção desenvolvimental é tomada como uma causa próxima que atua nos processos ontogenéticos individuais, abortando ou revertendo modificações inviáveis; e, no segundo caso, ela é considerada como uma causa remota que atua sobre a evolução do *phylum*. Assim, do mesmo modo que a seleção natural darwiniana pode ser considerada como o efeito microevolutivo de certos fatores ecológicos que agem sobre uma população, a seleção desenvolvimental, enquanto força evolutiva, poderia ser considerada como o efeito macroevolutivo de fatores organizacionais que atuam sobre os processos ontogenéticos.

Quer dizer: a expressão seleção interna não seria mais que um termo geral que

englobaria as restrições desenvolvimentais. Mas a sua utilização, não só nos permite ver como esse controle da filogenia pela ontogenia está sendo pensado a partir de uma perspectiva variacional, mas também entender em que sentido se pode dizer que essas restrições pautam efetiva e positivamente, e não somente limitam, o caminho da evolução. De modo análogo a como a seleção natural orienta a evolução de uma população, reforçando ou punindo certas alternativas, a seleção desenvolvimental guia a evolução do *phylum*, aceitando ou rejeitando certas variantes em virtude da possibilidade de que elas gerem reprogramações viáveis da ontogênese.

4 A biologia evolutiva do desenvolvimento como ciência histórica de causas remotas⁵

Mas, para que esse modo de pensar a seleção interna seja compreensível e aceitável é mister que a própria distinção entre causas próximas e causas remotas seja rediscutida e esclarecida. As pressões que a seleção interna exerce sobre os processos evolutivos, usualmente descritas como restrições desenvolvimentais, constituem uma ordem de fatores evolutivos que não parece encaixar-se muito bem na distinção entre causas próximas e causas remotas proposta por Mayr (1962), e tácita ou explicitamente aceita pela maior parte dos filósofos e teóricos da biologia evolutiva inspirados pelo neodarwinismo (BEATTY, 1994, p. 333; ARIEW, 2003, p. 553).

Por um lado, a referência a fatores ontogenéticos que incidiriam no percurso da evolução parece romper com a distinção entre uma biologia funcional de causas próximas atuantes nos organismos individuais e sobre eles, e uma biologia evolutiva de causas remotas atuantes nas populações e sobre elas. As restrições desenvolvimentais são fatores que atuam nos processos pelos quais os organismos se constituem; e, nesse sentido, elas parecem ser causas próximas que afetariam o curso da evolução (cf. AMUNDSON, 2005, p. 204). Por outro lado, entretanto, essas restrições desenvolvimentais apresentam a peculiaridade de agirem além dos limites de uma população; e isto se vê muito bem no caso das homologias.

Para os teóricos da evo-devo, as homologias não são o simples remanescente de uma forma ancestral comum (AMUNDSON, 2001b, p. 3): para eles, essas homologias obedecem a restrições desenvolvimentais que ativamente preservam certas estruturas. Restrições que podem agir sobre diferentes sub-ordens de uma mesma ordem taxonômica, ainda quando elas tenham permanecido reprodutivamente isoladas durante centenas de milhões de anos (AMUNDSON, 2005, p. 237); e isto contrasta com o que acontece no caso dos fatores evolutivos clássicos como a seleção natural, a deriva genética e os processos migratórios. Esses são, todos eles, causas remotas atuantes em

⁵ Em Caponi (2008c), poderá ser encontrado um tratamento mais detalhado de algumas das análises e teses desta seção.

populações individuais, ou em grupos de populações que não estão reprodutivamente isoladas entre elas (cf. CAPONI, 2003; CAPONI, 2004b).

Usando a linguagem de Wesley Salmon (1997), poder-se-ia dizer que enquanto os tecidos orgânicos são o meio onde as causas próximas estudadas pela biologia funcional se propagam e deixam suas marcas, as populações ou grupos de populações que compõem uma única espécie são o meio onde a causalidade evolutiva clássica se propaga e deixa suas marcas. Por sua parte, o meio pelo qual se propagam os efeitos evolutivos das restrições desenvolvimentais ou, se quisermos, da seleção interna, são grupamentos de espécies que compartilham um mesmo plano básico (*Bauplan*); é nesse nível que suas marcas poderão ser observadas. As restrições desenvolvimentais, com efeito, podem ser identificadas como agindo sobre todas as ordens taxonômicas que compartilham um mesmo plano corporal; e, nesse sentido, elas podem ser pensadas como causas remotas de um nível superior às causas de mudança previstas na teoria da seleção natural: os seus efeitos são mais macroevolutivos que microevolutivos.

Por isso, para poder mostrar em que sentido se pode dizer que, longe de serem causas próximas, essas restrições são causas remotas atuantes em um nível supra-populacional, é necessário revisar e reformular a própria distinção entre causas próximas e remotas, superando, em primeiro lugar, a usual tendência a identificar causalidade evolutiva e causalidade ecológica. Esta identificação, além de propiciar uma definição muito estreita de causa remota, comete também o engano de ignorar que os fatores ecológicos só se transformam em fatores evolutivos, só viram causas remotas, quando afetam o sucesso reprodutivo diferencial dos indivíduos de uma mesma população, alterando a composição desta ao longo de gerações sucessivas.

A ecologia provê o conhecimento das interações entre o vivente e seu meio, e estas interações são a base das pressões seletivas estudadas pela biologia evolutiva clássica; mas a esta disciplina só interessam os efeitos, frequentemente as mudanças, que essas interações produzem na composição das populações. A ecologia, como tem dito Sterelny e Griffiths (1999, p. 256), apelando aos conceitos de Sober (1993, p. 21), provê as leis-fonte (*source laws*) que explicam a origem e a natureza das pressões seletivas; mas o que é próprio da biologia evolutiva é o estudo das leis-consequência (*consequence laws*) que explicam o impacto evolutivo dessas pressões. Quer dizer: o esclarecimento do conceito de causa remota exige também o esclarecimento da relação existente entre a ecologia e a biologia evolutiva. Um tema que foi comodamente descuidado pela filosofia da biologia. Esta se ocupou, geralmente, com a distinção e as relações existentes entre biologia evolutiva e biologia funcional e desconsiderou a distinção e as relações existentes entre a biologia evolutiva e a ecologia.

Estabelecer claramente essa demarcação e essas relações nos levaria muito longe; e nos obrigaria a uma discussão muito extensa para ser incluída neste capítulo. Mas, o que poderia parecer um rodeio ou um desvio muito amplo na nossa linha de análise, poderia nos servir para estabelecer uma analogia que pode revelar-se altamente esclarecedora: a

relação que a teoria da seleção natural guarda com a ecologia é isomórfica com aquela que a biologia evolutiva do desenvolvimento guarda com a biologia do desenvolvimento; e assim como a ecologia não deve ser confundida com um capítulo da biologia evolutiva, tampouco devemos confundir esse capítulo da biologia funcional, que é a biologia do desenvolvimento, com a própria biologia evolutiva do desenvolvimento. Do mesmo modo que os fatores ecológicos somente se transformam em causas remotas quando projetados no tempo evolutivo, os fatores embriológicos também poderiam ser considerados como causas remotas quando se analisa o seu impacto filogenético. A biologia do desenvolvimento, poderíamos dizer, provê o conhecimento dos mecanismos que explicam a origem e a natureza das restrições desenvolvimentais; mas o próprio da biologia evolutiva do desenvolvimento é o estudo das consequências evolutivas dessas restrições.

Dito assim, isso pode parecer óbvio; mas, de fato, quando se analisam algumas discussões sobre a evo-devo, percebe-se claramente que a diferença entre biologia do desenvolvimento e biologia evolutiva do desenvolvimento se perde de vista, com a mesma facilidade com que se perde de vista a diferença entre ecologia e biologia evolutiva. Isto contribui para que, uma vez mais, menospreze-se, e inclusive se questione, a autonomia de biologia evolutiva frente aos estudos relativos aos fenômenos organísmicos. Mas se assumimos que uma causa remota é qualquer fenômeno que possa interferir no devir dessas entidades genealógicas, e não ecológicas, que são as espécies — bem como os grupos taxonômicos de ordem superior e as populações no sentido evolutivo e não ecológico do termo (cf. ELDREDGE, 1995, p. 179) —, então poderemos reconhecer que as restrições desenvolvimentais são fatores evolutivos no mesmo sentido, e com os mesmos direitos, das pressões seletivas originadas por fatores ecológicos.

Só que, diferentemente destas últimas, a operação daquelas é registrada, em geral, em um plano superior à espécie: a unidade de tipo é invisível no plano puramente populacional. Quer dizer: as homologias só se verificam quando comparamos espécies ou unidades taxonômicas superiores a estas; e, por isso, se pode dizer que a marca das restrições desenvolvimentais (isto é: dos mecanismos que produzem as homologias) só se verificam no modo com que algumas características se distribuem entre espécies ou entre entidades genealógicas de ordem superior a elas. Não acredito, entretanto, que isto seja uma razão para concluir, como Amundson (2005, p. 229 e ss.) sugere, que as características homólogas sejam pensadas no evo-devo como constituindo classes naturais (*natural kinds*).

Na biologia evolutiva do desenvolvimento, como na teoria evolutiva clássica, a expressão 'membro vertebrado' (do mesmo modo que as designações de entidades taxonômicas como 'cão' ou 'mamífero'), funciona como o nome próprio de uma entidade histórica individual e não como aquilo que Quine ([1969] 1980) chamaria uma 'classe natural'. Se afirmarmos que uma homologia é produzida e preservada por um mesmo mecanismo ontogenético compartilhado por diferentes espécies, ou inclusive

compartilhado por diferentes *phyla* como vertebrados e artrópodes (cf. AMUNDSON, 2001b, p. 3), estamos pressupondo que essas espécies ou esses *phyla* integram, por sua vez, um único grupo monofilético, que também é considerado como uma entidade histórica individual.

Se esta última hipótese for descartada — por mais semelhante que sejam esses mecanismos —, falar-se-ia de analogias desenvolvimentais; e as estruturas ou traços por eles gerados seriam considerados como homoplasias, tal como ocorre no caso das semelhanças produzidas por pressões seletivas análogas. Embora a constrição desenvolvimental responsável pela preservação de uma homologia determinada é uma força que, diferentemente de uma pressão seletiva concreta, atua para além dos limites de uma espécie ou de uma população individual (cf. AMUNDSON, 2005, p. 235), os seus efeitos continuam restritos a um clado individual - mais amplo que uma espécie mas, mesmo assim, individual (cf. GHISELIN, 1997, p. 306).

Como em qualquer outro capítulo da biologia evolutiva (cf. SOBER, 2003, p. 278), na evo-devo também existem termos que remetem a classes naturais. Mas os termos que designam traços homólogos, diferentemente daqueles que designam características análogas como as asas de morcegos e pardais, não são um bom exemplo disso; como tampouco o são, a despeito de Quine ([1969] 1980, p. 193), aqueles termos que, como 'leão' ou 'artrópode', designam unidades taxonômicas de diferentes níveis: eles são nomes próprios que designam entidades individuais que um dia emergiram sobre a face da terra e que outro dia poderão desaparecer. Quer dizer: se trata de termos que se parecem mais a 'Chimborazo' que a 'vulcão'.

Por isso, como Ronald Jenner (2006) mostrou em um artigo recente, o retorno às teses de Michael Ghiselin (1983; 1997) e David Hull (1980; 1984; 1994) sobre a individualidade das ordens taxonômicas, se impõe como um recurso necessário para esclarecer essa confusão de Amundson e de outros autores, como Wallace Arthur (2004, p. 159), que também parecem considerar que a biologia evolutiva do desenvolvimento teria um perfil mais notadamente teórico (por oposição a histórico), que outras áreas da biologia evolutiva. Nesse sentido, pode-se afirmar que o principal objetivo cognitivo da evo-devo, do mesmo modo que o de toda a biologia evolutiva, reside mais na construção de narrações históricas (cf. HULL, 1984; LÓPEZ BELTRÁN, 1998; MAYR, 1998), referidas à evolução e à constituição de clados particulares, do que no desenvolvimento de modelos teóricos gerais como os construídos pela genética de populações.

É verdade que 're-programação desenvolvimental', 'viés desenvolvimental', 'seleção interna' e 'normas de reação' são conceitos que transcendem os limites de clados individuais (cf. ARTHUR, 2004, p. 160); mas isso também ocorre com conceitos próprios da teoria clássica como 'pressão seletiva', 'relação presa-predador', 'migração' ou 'eficácia biológica'. No que se refere a como se entrelaçam classes naturais e indivíduos na biologia evolutiva, não existem maiores diferenças entre a teoria da seleção natural e essa segunda teoria que se estaria gerando no espaço da evo-devo. Talvez se possa

falar de *tipos de restrições desenvolvimentais* tal como se pode falar de *tipos de pressões seletivas* (a predação seria um exemplo disto) cujo acionar pode produzir ou preservar estruturas semelhantes em diferentes clados com independência de qualquer vinculação genealógica entre eles; mas, nesse caso, essas restrições e essas pressões só poderão ser consideradas como responsáveis pelo surgimento de estruturas análogas, e não homólogas.

5 Conclusão

Poderíamos concluir, então, que, malgrado o fato de estar ampliando o espaço da biologia evolutiva com uma nova teoria independente e complementar à teoria da seleção natural, a biologia evolutiva do desenvolvimento continua obedecendo ao modelo variacional de explicação consagrado pelo darwinismo; e, além disso, seus objetivos cognitivos, embora diferentes dos da teoria da seleção natural, também nos permitem caracterizá-la como uma disciplina predominantemente histórica, orientada ao estudo das causas remotas de processos evolutivos específicos. Nesse sentido, ainda quando a própria noção de causa remota deva ser ampliada e redefinida para incorporar, dentro dela, as restrições desenvolvimentais, a autonomia e a identidade da biologia evolutiva podem continuar sendo pensadas em virtude da oposição entre explicações por causas remotas e explicações por causas próximas, proposta por Mayr. A biologia evolutiva do desenvolvimento nos dá motivo para reflexão; o que não nos dá é pretextos para o escândalo.⁶

Referências bibliográficas

AMUNDSON, R. Adaptation and development: on the lack of a common ground. In: ORZACK, S. H.; SOBER, E. (Ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001a. p. 303-334.

AMUNDSON, R. Homology and homoplasy: a philosophical perspective. *Encyclopedia of Life Sciences*, 2001b.

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

ARIEW, A. Ernst Mayr's ultimate/proximate distinction reconsidered and reconstructed. *Biology & Philosophy*, v. 18, n. 4, p.553-565, Sept. 2003.

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

⁶ As teses e argumentos aqui apresentados foram desenvolvidos em Caponi (2012).

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

ARTHUR, W. The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-first century consensus. *Evolution & Development*, v. 6, n. 4, p. 282-288, Jul./Aug. 2004b.

ARTHUR, W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, v. 415, n. 6873, p. 757-764, Feb. 2002.

ARTHUR, W. *The origin of animal body plans: a study in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.

AZKONOBETA, T. G. *Evolución, desarrollo y (auto)organización: un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo*. 2005. Tesis (Doctoral) – Universidad del País Vasco, San Sebastián, 2005.

BACHELARD, G. A atualidade da história das ciências. In: CARRILLO, M. M. *Epistemologia: posições e críticas*. Lisboa: Fundação C. Gulbenkian, 1991. p. 67-88.

BEATTY, J. The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. *Biology & Philosophy*, v. 9, n. 3, p.333-356, Jul. 1994.

CAPONI, G. Biología funcional vs. Biología evolutiva. *Episteme*, v. 12, p.23-46, jan./jul. 2001.

CAPONI, G. Cómo y por qué de lo viviente. *Ludus Vitalis*, v. 7, n. 14, p.67-102, 2000.

CAPONI, G. El retorno de la ontogenia: un conflicto de ideales de orden natural en la biología evolucionaria actual. *Scientiae Studia*, v. 5, n. 1, p.9-34, jan./mar. 2007.

CAPONI, G. El segundo pilar: la biología evolucionaria desenvolvimienta y el surgimiento de una teoría complementaria a la teoría de la selección natural. *Ludus Vitalis*, v. 16, n. 29, p.3-32, 2008a.

CAPONI, G. Experimentos en biología evolutiva: ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan? *Episteme*, v. 16, p.61-97, jan./jun. 2003.

CAPONI, G. Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional. *THEORIA*, v. 23, n. 62, p.195-218, 2008b.

CAPONI, G. La biología evolucionaria del desarrollo como ciencia de causas remotas. *Signos Filosóficos*, v. 10, n. 20, p.121-142, jul./dec. 2008c.

CAPONI, G. La navaja de Darwin: la derogación del principio de plenitud en la revolución darwiniana. *Ludus Vitalis*, v. 12, n. 22, p.9-38, 2004a.

CAPONI, G. La distinción entre biología funcional y biología evolutiva como clave para la discusión del reduccionismo en ciencias de la vida. *Cadernos de História e Filosofia das Ciências*, v. 14, n. 1, p. 119-157, 2004b.

CAPONI, G. O princípio de Hardy-Weinberg como ideal de ordem natural da biologia evolutiva. In: REGNER, A. C. K. B.; ROHDEN, L. (Ed.). *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: UNISINOS, 2005a. p.225-235.

CAPONI, G. O darwinismo e seu outro: a teoria transformacional da evolução. *Scientiae Studia*, v. 3, n. 2, p. 233-242, abr./jun. 2005b.

CAPONI, G. *Réquiem por el centauro*: aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo. Mexico: Centro Lombardo Toledano, 2012.

DEPEW, D. J.; WEBER, B. H. *Darwinism evolving*: systems dynamics and the genealogy of natural selection. Cambridge: The MIT Press, 1995.

ELDREDGE, N. *Reinventing Darwin*: the great debate at the high table of evolutionary theory. New York: Wiley, 1995.

GHISELIN, M. *El triunfo de Darwin*. Madrid: Cátedra, 1983.

GHISELIN, M. T. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: State University of New York Press, 1997.

GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.

HALL, B. K. *Evolutionary developmental biology*. London: Chapman & Hall, 1992.

HULL, D. A matter of individuality. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 2nd ed. Cambridge: MIT Press, 1994. p. 193-216.

HULL, D. Historical entities and historical narratives. In: HOOKWAY, C. (Ed.). *Minds, machines and evolution*: philosophical studies. Cambridge: Cambridge University Press, 1984. p. 17-42.

HULL, D. L. Individuality and Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

JACOB, F. *La logique du vivant*: une histoire de l'héritité. Paris: Gallimard, 1970.

JENNER, R. A. Unburdening evo-devo: ancestral attractions, model organisms and basal baloney. *Development Genes and Evolution*, v. 216, n. 7-8, p.385-394, Jul. 2006.

LAUBICHLER, M. Evolutionary developmental biology. In: HULL, D.; RUSE, M. (Ed.). *The Cambridge companion to the philosophy of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 342-361.

LEWONTIN, R. The organism as subject and object of evolution. In: LEVINS, R.; LEWONTIN, R. *The dialectical biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.

LEWONTIN, R. *The triple helix: gene, organism, and environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000.

LÓPEZ BELTRÁN, C. Narrativa y explicación en las ciencias naturales. In: MARTINEZ, S.; BARAHONA ECHEVERRÍA, A. (Ed.). *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, 1998. p. 197-211.

MAYR, E. Cause and effect in biology: kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science*, v. 134, n. 3489, p.1501-1506, Nov. 1961.

MAYR, E. *O desenvolvimento do pensamento biológico: diversidade, evolução e herança*. Brasília: UnB, 1998.

QUINE, W. Espécies naturais. In: RYLE, G. et al. *Ensaios*. 2. ed. São Paulo: Abril Cultural, 1980. p.134-156. (Os Pensadores).

RAFF, R. A. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature Review: genetics*, v. 1, n. 1, p.74-79, Oct. 2000.

SALMON, W. C. *Causality and explanation*. New York: Oxford University Press, 1998.

SANSOM, R. The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism. *Biology and Philosophy*, v. 24, n. 4, p. 441-459, Sept. 2009.

SCHWNENK, K.; WAGNER, G. Constraint. In: HALL, B. K.; OLSON, W. M. (Ed.). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. p. 52-60.

SMITH, J. M. et al. Developmental constraints and evolution: a perspective from the mountain lake conference on development and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, v. 60, n. 3, p. 265-287, Sept. 1985.

SOBER, E. Metaphysical and epistemological issues in modern Darwinian theory. In: HODGE, J.; RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 267-287.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Cambridge: MIT Press, 1984.

STERELNY, K.; GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: The Chicago University Press, 1999.

TOULMIN, S. *Foresight and understanding*. Bloomington: Indiana University Press, 1961.

WALLACE, A. R. Creation by law. In: WALLACE, A. R. *Natural selection and tropical nature*. London: Macmillan, 1891. p.141-166.

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

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

EL MODELO PRIMATOLÓGICO DE CULTURA

Jorge Martínez-Contreras*

Deseamos aquí discutir críticamente el concepto de cultura, en especial el de “cultura naturalizada”, aunque esta expresión nunca la usen quienes precisamente han tratado de naturalizarla. En efecto, hablar de cultura naturalizada es hablar de un fenómeno que no es exclusivo de nuestra especie.

Nos preguntamos concretamente si el concepto de cultura ha dejado de ser del ámbito de la metafísica para pasar al de ciencia.

Esfuerzos por naturalizar la cultura han surgido tomando como modelo a varios tipos de animales. Nosotros, en nuestro estudio, nos centraremos en el género a que pertenecemos desde que Lineo lo creara: *primates*. Analizaremos la atribución de cultura a sólo dos especies de primates no humanos (suponiendo que la existencia de cultura entre los humanos no plantee nuevos problemas): una del género *Macaca* (*Macaca fuscata*, con dos subespecies exclusivas del Japón)¹ y, otra, del género *Pan* (*Pan troglodytes*, o chimpancé “común”, con tres subespecies² presentes en 21 países del África).

Hagamos un poco de historia. Los chimpancés eran considerados en Occidente, bajo el nombre de *orangutanes*, como los animales más semejantes a los humanos por un gran número de naturalistas desde el siglo XVII (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2005). No era el caso de los macacos (*Macaca spp*). La única especie africana del género — y tal vez la más semejante a la especie ancestral de las nueve presentes (FA; LINDBURG, 1996) —, el macaco de Berbería (*Macaca sylvanus*), descrito por Aristóteles como “piteco”³

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto G.

¹ En Japón sólo hay una especie de macacos, *Macaca fuscata* — conocida en el siglo XIX como *japonica* —, con dos subespecies: *M. f. fuscata* y *M. f. yakui*.

² Entre los chimpancés se reconocen tres subespecies: *Pan troglodytes troglodytes* (África central), *P. t. verus* (A. occidental), *P. t. schweinfurthii* (A. oriental).

³ Mono en griego. Es decir que era el mono por excelencia pues carecía de cola (en realidad, tienen un muñón de cola) y acompañaba en la clasificación al cinocéfalo (papión o babuino, cuyo modelo fue sin

(MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007c) y a menudo usado como mono organillero en Europa, era considerado como un animal astuto, pero en nada más cercano a los humanos que otras bestias (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007d). Aunque el chimpancé volvió a ser modelo de “humanidad” a partir de los trabajos de Jane Goodall a principios de los 1960, no fue con estos animales sino con pequeños *Macaca* que el primer modelo de cultura en animales no humanos es propuesto. Los macacos tienen en efecto el privilegio de ser en ellos en quienes se observó científicamente, por primera vez, un comportamiento que los etólogos japoneses, sus descubridores, denominaron “protocultura”.

Cincuenta y cinco años después de estas observaciones seminales sobre macacos, y 45 sobre chimpancés, ¿qué podemos saber de lo que significa el concepto de cultura naturalizado en el caso de las dos especies ya citadas?

1 Naturalización y metafísica

En el caso de los humanos, la naturalización implica que en vez de buscar la humanidad de otros animales, se estudie a la especie *Homo sapiens* como a otro animal más. Por ejemplo, tomemos el caso del infanticidio. Este fenómeno, que tanto preocupa a las sociedades que se autodenominan civilizadas y donde semejante acto ocurre de igual manera que en las que juzgan como primitivas, tiene una estrecha correlación con la maternidad y con la sexualidad de las especies que la manifiestan. En efecto, en el orden *Primates*, al que pertenecen obviamente todas las especies de *Homo* que han existido, hay una estrecha relación entre la sexualidad pos-parto y el infanticidio. Mientras más larga sea la lactancia, menor es la posibilidad de que las hembras puedan tener hijos de un macho que no sea el que se sienta “con derechos exclusivos” sobre una hembra lactante. En efecto, el infanticidio es menor en especies donde la lactancia dura un menor tiempo.

La propuesta naturalizada es que en el caso del concepto de cultura encontraríamos características comunes de dicho fenómeno entre especies no humanas y humanas, como lo analizaremos más adelante.

Al discutir la cultura, los naturalistas — el conjunto de científicos que estudian a la naturaleza —, actúan como filósofos adoptando compromisos metafísicos. En efecto, una de las características de la filosofía, que en su origen es sinónimo de ciencia, es su constante incursión argumentativa en problemas metafísicos. Definimos a éstos como las aseveraciones argumentativas que no pueden ser contrastadas para su verificación o falsación (Popper *dixit*), pero que son propuestas con el fin de que eventualmente lo puedan ser (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007a). En ello la metafísica se diferencia de la religión, donde las afirmaciones no pueden ser criticadas y menos aún contrastadas, pero también de la ciencia, donde los argumentos reenvían a análisis formales o a

duda el *Papio hamadryas*, admirado como manifestación divina por los egipcios) y al cercotipeco (mono con cola larga), cuyo modelo fue probablemente un mono verde (*Cercopithecus æthiops*), provenientes ambos de Punt (hoy: Puntland, Somalia).

demostraciones fenoménicas. Tomemos un ejemplo: la Revolución Francesa propone una serie de garantías que aparecen hoy en día en casi todos los países democráticos del mundo: *libertad, igualdad fraternidad*. Ahora bien, el concepto de igualdad puede tener contrastaciones científicas. Es así como lo que fuera una propuesta metafísica de Descartes, “todos los hombres comparten ‘le bon sens’” (sentido común) tiene bases biológicas y etológicas científicas, a pesar de que dichas ciencias no existían como tales en la época del francés. Lo mismo se puede afirmar del concepto de *fraternidad*, tan relacionado con el estudio de los comportamientos altruistas de los humanos y de otras especies. Sin embargo, el que es tal vez el más importante de los conceptos que nos legó esa revolución, el de *libertad*, difícilmente puede tener un sustento experimental, como lo han tratado de demostrar psicólogos y demás científicos sociales que consideran que la situación de los humanos no obedece a una libre y nueva decisión en cada uno de sus actos, como lo pudiera proponer por ejemplo un filósofo híper-racionalista como Sartre (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007b).

Por ese motivo consideramos que el concepto de cultura, tan importante en la discusión de lo que significa “ser humano”, está comprometido con posiciones metafísicas en el sentido de la palabra arriba señalada.

Una de las características más antiguas del concepto de cultura es aquella que hace de este fenómeno algo exclusivo de las comunidades de humanos. Tal idea deriva de planteamientos que inaugura, en la tradición occidental, Aristóteles, y que desarrollara brillantemente, aunque equivocadamente en nuestra opinión, Descartes. El estagirita, al hablar de los sonidos que emiten los diferentes animales y sus infantes, así como al interesarse en especial por el tono de las emisiones de los vacunos, señala cómo es asombroso que un becerro tenga una voz tan ronca, mientras que en los infantes humanos es lo contrario, tienen voz muy aguda, igual que las mujeres, cosa que se nota muy bien, añade, porque *sólo los humanos estamos dotados de la palabra (De generationes animalium: V, 7)*. Casi dos mil años después, Descartes (1637), nos enseña que se puede distinguir al más sofisticado de los autómatas de un humano por el hecho de que sólo éste está dotado de palabra. Tres siglos después del francés, Alan Turing trata de probar empíricamente que el francés se equivoca en su método de distinción entre humanos y autómatas, al suponer que la intencionalidad (el pensamiento en general) no necesariamente necesita del lenguaje para manifestarse: con ese fin hace a los humanos interactuar con computadoras, sin que aquéllos sepan de antemano si hay una persona o sólo un brillante programa informático que dialoga (por escrito, no verbalmente) detrás de la pantalla. Aunque los circuitos que utilizó Turing han sido considerablemente perfeccionados, el problema que planteó el francés, y que era metafísico, no científico, sigue intacto. Sartre, por ejemplo, en su pieza de teatro *Las moscas* (SARTRE, 1943; MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2006:), propone que incluso si existiera un dios que hubiera creado a los humanos, al haberlos elaborado libres, éstos escaparían necesariamente de su control, incluso en el caso de un ser condenado a un destino inexorable, como el

de Edipo, pues su interpretación de su propio destino sólo de él dependerá. En *2001: a Space Odyssey* (1968), Stanley Kubrick y su co-libretista W. C. Clarke⁴, ilustran por su parte algo semejante a lo que Sartre antes proponía, un ser que se escapa a la voluntad de su creador: una computadora “humanizada”, HAL, es realizada por los humanos de manera tan semejante a nosotros que acaba por tener deseos e intencionalidad que se manifiestan, en su caso, en una ambición desmedida y cruel por el poder. Creemos que en todos los autores citados se da por hecho que *existe una intencionalidad que manifiesta a la libertad*, sin que por ello puedan ellos o nosotros definir adecuadamente ni a la una ni a la otra.

La cultura tiene estrecha relación con estas atribuciones de lenguaje y de intencionalidad restringidas exclusivamente a los humanos, hasta el punto de que se ha vuelto una tautología: aquellos animales que no poseen el lenguaje natural humano no pueden pensar reflexivamente — “internamente” — y por ello tampoco pueden manifestar una cultura. De esa manera se excluye de la cultura a todos los animales no humanos conocidos.

Esta posición, aún dominante en nuestra tradición, ha tenido detractores poderosos desde la Antigüedad, en especial gracias a los estoicos griegos, romanos y sus continuadores post-renacentistas. Los estoicos destacaban que los animales manifestaban sentimientos de la misma manera que los humanos y que probablemente podían comunicar por medio de lenguajes que nos escapaban (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2002). Lo excesivo de esta última posición, que consiste en universalizar sin pruebas un rasgo de la especie humana, el uso del lenguaje natural, ha sido sin duda contraproducente, pues si es fácil observar por parte de los animales la expresión de sentimientos semejantes a los de los humanos, la demostración de que poseían “lenguajes” propios nunca fue posible; incluso se fracasó en lograr una identidad total cuando se hicieron los interesantes esfuerzos de enseñanza del lenguaje de los sordos americanos a los chimpancés (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2000). Pero esto nos sacaría de nuestro tema.

2 Cultura en primates no humanos

Después de la Segunda Guerra Mundial la primatología, tanto de campo como de laboratorio, se desarrolla de extraordinaria manera en los EEUU, Europa y en Japón.

En Japón, un etólogo de equinos, Imanishi, se interesa rápidamente, durante sus observaciones de campo sobre caballos que viven en semilibertad, en los abundantes macacos que viven en los ecosistema de las tres grandes islas de las dos mil de su país:

⁴ Clarke es un autor de ciencia ficción cuyo cuento, “The sentinel of eternity”, trata de un monolito dejado por otra civilización “como advertencia” y encontrado en la Luna, fue rechazado en 1948 por la BBC. Kubrick y Clarke — cuya colaboración le fue sugerida por la MGM — realizarán, durante 4 años, el guión de la película. HAL (cada una de sus letras antecede a las de IBM, aunque por azar, se dijo), ausente en el cuento original, será una idea de ambos.

Honshu, Kyushu y Shikoku⁵. Imanishi observará a estos animales en su hábitat natural, entre otros lugares, en la ya mítica isla de Koshima (“isla de la felicidad” en japonés) frente la costa sureste de Kyushu (municipio de Miyasaki).



Foto 1: Vista aérea de Koshima. En esa época, la isla estaba unida al continente por una lengua de arena. Foto a partir de un póster, cortesía del Japanese Monkey Center. (Foto © J. Martínez-Contreras).



Foto 2: Koshima, 2005. La playa se encuentra en el labio volcánico, a la izquierda de la foto.

Ahora bien, la figura de Imanishi tiene gran importancia no sólo en la tradición primatológica, sino también filosófica de su país.

Como su colega etólogo austriaco, Lorenz, Imanishi hace una incursión en la filosofía occidental que, recordemos, valoró altamente el diálogo con el fin de acercarse al conocimiento verdadero, tradición renovada por pensadores de los siglos XVII y XVIII, e imagina diálogos entre personajes que representan en realidad, como entonces (HUME, 1673), a corrientes del pensamiento. Publica su trabajo seminal, “La evolución

⁵ Los monos están ausentes de Hokkaido, la gran isla norteña, que es demasiado fría para estos animales. La subespecie *M. f. yakui* se encuentra exclusivamente en la pequeña isla de Yakushima, en el suroeste del archipiélago. (Fotos unidas © J. Martínez-Contreras).

de la humanidad” (ITANI; NISHIMURA, 1973, *passim*)⁶, en 1952, el mismo año en que comienzan las investigaciones “con aprovisionamiento” de los macacos japoneses y, rápidamente, las especulaciones sobre lo que significa cultura ante los extremos que son instinto y raciocinio. En su trabajo introduce un diálogo entre un hombre no culto, que manifiesta así el sentido común, un mono y una avispa, moderados en su discusión por un evolucionista. El evolucionista no trata de imponer sus ideas — un evolucionista neutro que no quiere favorecer en especial a ninguna de las tres especies —, y que se eclipsa del debate afirmando que sólo se trata de ver qué es lo que hay en común entre el evolucionismo y cada una de las visiones de los tres personajes. La discusión se centra en torno a la confrontación del *instinto*, que caracterizaría a los animales, y de la *cultura*, que sería la marca exclusiva de los humanos. Podemos ver que el mono ocupa una situación intermedia entre la avispa, guiada por el instinto, y el humano, por la cultura. Aunque no hemos podido leer el texto original — escrito en japonés — debemos recordar que precisamente en esa época los trabajos de los padres de la moderna etología, Tinbergen y Lorenz, habían cobrado gran importancia en occidente.

A pesar de que no lo menciona tampoco Imanishi, porque probablemente no conoce su obra, se trataría también en realidad de un experimento en torno a las teorías de Rousseau (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2006, cap. IV) quien sostenía que las sociedades humanas eran el producto de la reunión accidental — pero que no podían dar marcha atrás — de individuos aislados que antes de su “socialización” sólo entraban en contacto entre sí para reproducirse.

En todo caso, los autores señalan cómo Imanishi hace predicciones experimentales para contrastar empíricamente la parte del instinto de la del aprendizaje social, tanto en los primates no humanos como entre nosotros. El japonés, que había leído sin duda también a Yerkes, nos recuerda que el americano señalaba cómo algunos de sus chimpancés nacidos y criados en cautiverio no siempre confeccionaban sus nidos antes de dormir, con lo cual podía tratarse de un comportamiento que no era ni totalmente aprendido ni totalmente innato. Yerkes escribía también sobre la dificultad de ser madre que experimentaban las hembras primíparas. Por ello, proponía el estudio de monos crecidos en aislamiento con el fin de abordar la vieja pregunta de qué es lo que separa en los humanos a la *natura* de la *cultura*, propuesta que es sin duda secundada por Imanishi, pero que en realidad hará la fama de otro investigador americano Harlow (1965)⁷, unos años después.

Pero, a diferencia de un filósofo occidental, Imanishi propone estudios experimentales sobre el problema. Es así como, de manera más práctica, promueve los esfuerzos por aprovisionar a dos tropas de macacos, una de ellas en la ahora famosa isla de Koshima.

⁶ Citado y resumido por los autores. El texto está en efecto en japonés y no conocemos versión occidental del mismo, pero sí muchas referencias directas a él.

⁷ Considerado ahora como el *summum* de la crueldad contra los monos por los promotores del fin de sufrimiento para los animales de laboratorio (<http://www.primatfreedom.com> & <http://www.allanimals.org>).

Es Imanishi, en efecto, quien introduce la tradición de complementar la alimentación de los monos con pitanzas aportadas con el fin de estudiar de cerca su comportamiento alimentario, para él lleno de posibilidades culturales⁸. Se trataría de una buena intuición, pues los más de 65 comportamientos repertoriados en chimpancés, de los que hablaremos más abajo, tienen en su mayoría — aunque no exclusivamente — relación con la alimentación. Uno de los investigadores japoneses, Sumiko Kawabe, lleva la propuesta experimental de Imanishi hasta el punto de criar en aislamiento a 11 macacos, que luego reúne en un grupo, necesariamente “artificial” al inicio, y que es introducido en una isla carente de poblaciones autóctonas de monos. Los hábitos alimentarios de esta tropa artificial son estudiados en trabajo de campo a partir de 1964 y se menciona que son *sui generis*. Este experimento es, sin embargo, abandonado por la muerte prematura del investigador, en 1972 (ITANI; NISHIMURA, 1973, p. 32-33), un año antes de la publicación del artículo de éstos, por lo que no sabemos qué sucedió con aquellos monos carentes de investigador. La otra propuesta de Imanishi consiste en proponer la observación ininterrumpida de las poblaciones de monos sujetas a estudio. Esta actitud contrasta sin duda con la tradición de observaciones parciales, cortas y *ad libitum*, de los animales en la naturaleza.

3 El aprovisionamiento y sus consecuencias culturales

Uno de los alimentos que les dan a los monos son papas. Este alimento, que proviene de Suramérica, por su semejanza con los tubérculos que ellos consumen, tiene inmediatamente gran éxito. Las papas son entregadas, como se acostumbraba entonces, llenas de tierra (ahora se entregan limpias). Una investigadora, la Profesora Ito, notará un día que una hembra joven — entre un 1.3 a 1.5 años de edad, y no dominante, la hembra F-111 (ver foto 3), que luego sería bautizada como *Imo* (tubérculo en japonés) — “decide” lavar en un riachuelo de agua dulce que desemboca en el mar las papas que recoge. Este comportamiento innovador pasará poco a poco, por vía matrilinear, a toda la comunidad, que la adoptará (KAWAMURA, 1959).

Recordemos en qué consiste la estructura matrilinear de los macacos japoneses:

Japanese macaques live in ‘troops’ in which the female members are matrilineally related. The troop is a social unit, and when a troop becomes large it may split into two troops, each of which retains the matrilinear structure. Because resources are limited, competition arises between troops. Therefore, the troop is also an ecological unit of survival. In the Japanese macaque multimale-female troop structure, males transfer between troops whereas females remain. Their socio-ecological dynamics may be interpreted as a

⁸ Los japoneses consideran que una comida debe de contener cuando menos 28 ingredientes diferentes. Esto contrasta sin duda con tantas culturas que se conforman con tal vez menos diez diferentes ingredientes en su cocina.



Foto 3: Imo lavando papas. Foto © J. Martínez-Contreras (2005) a partir de un póster cortesía del Japanese Monkey Center.



Figura 10.1 – Foto 4: Hembra e infante en Koshima. Foto © J. Martínez-Contreras, 2005. (Visita cortesía del Japanese Monkey Center).



Foto 5: Tropa completa, recogiendo granos de trigo sobre la playa de Koshima. Nótese la utilización tanto de la boca como de las manos para este menester. Foto © J. Martínez-Contreras, 2005.

complex of reproductive strategies of males and a competition over land and food resources between matrines (MARUHASHI; TAKASAKI, 1996, p. 146).

Semejante conducta la repetirá Imo con granos de trigo — actualmente el alimento que más reciben⁹ — que tirará al riachuelo con el fin de que éstos floten y se liberen de la tierra. Tales conductas de limpieza por medio del uso del agua — y más tarde la de lavar y a la vez salar en agua de mar, para darles sabor, a los alimentos, que ya no proviene de Imo¹⁰ — serán adoptadas después poco a poco, y en un proceso más bien lento a los ojos de los humanos, por parte de toda la comunidad.

Aunque ya no sobrevive ninguno de los macacos contemporáneos de Imo, estos comportamientos se mantienen incluso cuando actualmente las papas llegan ya limpias, como ya dijimos¹¹. Entonces sí podemos hablar de un rasgo cultural *definido como aquel que, independientemente de las bases genéticas que pueda tener, se transmite a través de la imitación, una forma de aprendizaje social por observación, por parte de un grupo de animales que viven en comunidad*. Es cierto, sin embargo, que la capacidad para aprender tiene una base genética: no se le puede enseñar a una hormiga de la misma manera que a un mono (para algunos, de ninguna manera, aunque algunos estudios apuntan hacia una posibilidad de aprendizaje mínimo en ciertos insectos).

Ahora bien ¿se pudiera pensar que los macacos de Koshima manifestaban cultura? Veamos al respecto lo que dice, por ejemplo, una enciclopedia que suele recoger la *versiones ya bien establecidas* de los conceptos que usa una sociedad, el *Grand Larousse*

⁹ Durante mi visita en 2005, los dos días que estuve en el Centro Primatológico de Koshima los animales fueron alimentados con trigo.

¹⁰ Los investigadores comenzaron también a lanzar papas al mar desde lanchas y provocaron que los animales, que normalmente no se metían al océano, aprendieran a bucearlas.

¹¹ Contrariamente a los que pudiera pensarse, ahora pocas veces se reparten papas: unas cuantas veces al año y por motivos especiales.

universel (1995, (4), p. 2838). Dejando a un lado la etimología bastante evidente que pone en relación a la cultura con el cultivo de plantas, se mencionan tres aspectos de lo que significa cultura, por supuesto tomando como único modelo a las sociedades humanas:

1. La cultura es la manifestación de un conjunto de fenómenos materiales e ideológicos que caracterizan a un grupo étnico, a una nación, a una civilización por oposición a otro (conjunto semejante). Por ejemplo “la civilización occidental”.
2. Dentro de un grupo social, se trataría del conjunto de signos característicos de comportamiento, lenguaje, gestos, vestimenta, etc., del mismo (por ejemplo, en una sociedad humana estratificada, los conjuntos manifestarían a alguien como obrero, como burgués, etc.).
3. Conjunto de procesos por medio de los cuales un grupo de personas permite a otro acceder a los conocimientos tradicionales que necesita para dominar nuevos conocimientos, integrándolos a un fondo común.

Si analizamos lo que sucedió en la isla con la acción de Imo y sus consecuencias históricas, entonces podemos decir que la comunidad habituada de la isla¹² puede ser considerada como una *cultura* según el primer punto, pues el lavado de papas y cereales es algo que la caracteriza y a la vez la diferencia de otras comunidades de macacos japoneses o de cualquier otra especie de monos.

Si contrastamos a la comunidad de Koshima con el punto dos, podemos ver que ayudaríamos mucho a los editores de esa magnífica y sabia enciclopedia si les hiciéramos notar que la estratificación en diferentes grupos de dominancia no es un fenómeno humano que se da a partir del neolítico, sino que lo encontramos en las comunidades animales de muchos tipos, en particular entre los monos, estratificación que se manifiesta en el comportamiento de los individuos entre sí: en actitudes de sumisión, de alianza, etc.

Finalmente, el punto tres también se le pudiera aplicar perfectamente a los koshimenses en la medida en que, a partir de esta invención individual, los individuos más jóvenes de la tropa no sólo aprenden a lavar tubérculos sino también a aplicar el mismo procedimiento general a los alimentos proporcionados por el hombre, así como a transmitirlo a su vez por aprendizaje social observacional, enriqueciendo así al conjunto de conocimientos que la conglomeración simiesca posee como conjunto inter-actuante. Es cierto que sobre este último punto, la propia tradición japonesa es crítica de sí misma: Matsuzawa¹³, en particular, señala que no se trataría de un comportamiento completamente natural pues se dio a partir de la intervención de los humanos, lo mismo que la costumbre de bucear en el mar de los mismos monos. Esa crítica es cierta y coincide con

¹²Como ya señalamos, la isla es a veces península. Una isla pudiera haber hecho, con el paso del tiempo, de ese grupo a una subespecie, como sucedió con *M. f. yakui*.

¹³Matsuzawa (2003).

ella en la medida en que cualquier intervención de los humanos en las comunidades, incluso las de los “humanos invisibles”¹⁴ tiene un impacto en las comunidades animales que aprenden de su entorno. Por otro lado, estos estudios de aprendizaje de nuevas técnicas por parte de macacos no han sido, hasta donde sabemos, contrastados con los de laboratorio, como ha sucedido con chimpancés de la subespecie *Pan troglodytes verus* de Guinea, de los cuales un grupo vive en excelentes instalaciones en la ciudad de Inuyama donde se encuentra el Centro primatológico japonés, mientras que otros son observados en libertad, en Bossou, suroeste de Guinea. En efecto, con los chimpancés ya no se puede decir que el aprovisionamiento intervino en el surgimiento de sus culturas.

Las observaciones sobre la posibilidad de cultura en los chimpancés en libertad son antiguas: Du Chaillu, Savage & Wyman, Gardner, en la segunda mitad del siglo XIX; Sabater Pi (1940, aunque no lo publicó sino 20 años después), por ello fue Goodall la primera en señalarlo y a partir de quien surgió un gran número de investigadores de campo que comenzaron a describir científicamente la cultura en chimpancés: ingleses & americanos (Gombe, Kibale), japoneses (Bossou, Mahale), suizos & alemanes (Tai), para sólo mencionar las nacionalidades de aquellos investigadores cuyos países han mantenido zonas de estudio para ellos reservados

La comunidad de científicos que estudia la cultura en chimpancés es ahora muy grande y diversa. Queremos destacar, apoyados en la obra más conocida de uno de ellos, McGrew, los aportes comunes de los científicos para poderlo contrastar finalmente con el punto de vista de los filósofos y acercarnos así a una definición más sólida de cultura.

4 El modelo primatológico de cultura

Desde la reunión ya citada sobre “protocultura” en primates, una enorme literatura sobre cultura en animales, en especial en primates no humanos, y en particular en chimpancés, ha surgido. No existe ahora primatólogo del comportamiento que no haga referencia, en sus propias pesquisas, a esas investigaciones, todas ellas sustentadas ya sea en investigaciones de campo de largo plazo, ya sea, en los últimos años, también en trabajos experimentales en laboratorio o zoológicos.

Si los humanos son únicos como especie y como tales incomparables, lo mismo se puede decir de cualquier otra especie animal. Eso no ha impedido que la biomedicina se apoye, para hacer vacunas por ejemplo, en otras especies para conseguir resultados positivos para la nuestra. Todos los animales constituimos nuestros genes a partir de las mismas moléculas. Si las cuatro moléculas que constituyen el ADN son letras, como lo

¹⁴Se llama así a los investigadores que se acercan y se integran al panorama perceptivo de los animales, sin jamás interactuar con ellos; es así como los animales toman a los humanos como objetos o animales “neutros” (por ejemplo, un infante puede jugar a esconderse detrás de un investigador). El conocimiento de este tipo de comportamientos ha permitido que puedan ser observadas desde bastante cerca comunidades de gorilas o de chimpancés, para sólo mencionar a dos especies a cuyos grupos salvajes nos pudimos acercar en el África.

proponían metafóricamente Jacob, Lwoff y Monod, tenemos una identidad lingüística, aunque como especies hablemos idiomas distintos. En ese sentido, podemos insistir en las distancias cognitivas, ser exclusivos, al afirmar, por ejemplo, que las víboras perciben los infrarrojos miles de veces mejor que nosotros; de la misma manera podemos ser más inclusivos y señalar, en este mismo ejemplo, que tanto las víboras como los humanos somos territoriales. La enorme cantidad de estudios comparativos que ponen en relación actividades cognoscitivas humanas con las de aves, como cuervos y loros, mamíferos, como delfines, ballenas o primates, muestran que por lo menos la comunidad científica no cree que los humanos constituyan una isla cognoscitiva en el mundo animal (TOMASELLO; CALL, 1997).

Por ello, la diferencia que nos interesa destacar aquí es de grado no de tipo: si cultura significa la transmisión de conocimientos y comportamientos por medio del aprendizaje social, entonces los chimpancés — y otros animales con la misma capacidad — somos semejantes. Si la antropología social estudia las diferentes comunidades humanas interesándose en universales dentro de la particularidades de cada cultura, es válido interesarse en la universalidad de la cultura entre los primates, sin por ello olvidar las diferencias de su manifestación no sólo entre especies sino en el interior de las mismas especies.

Otro argumento contra la idea de que hubiere cultura es que los comportamientos específicos de las comunidades, por ejemplo de chimpancés, estarían determinadas por la genética de cada subespecie. Los estudios de genética más recientes apuntan lo contrario. Pääbo y colaboradores han demostrado que los chimpancés muestran un alto grado de diversidad genética, mucho mayor que los humanos, lo que demuestra que cualquier rasgo cultural específico no estaría determinado por su genética.¹⁵

En ese sentido suscribiríamos, corrigiéndola, la definición de cultura que McGrew cita de Tylor. Según éste cultura sería: “el complejo conjunto que incluye saber, creencia, arte, moral, costumbre y cualesquiera otras capacidades y hábitos adquiridos por (un animal) como miembro de una ‘sociedad’”.¹⁶

Ahora bien, aceptando que la cultura existe en sociedades animales no humanas, analicemos entonces lo que se puede suponer sobre el origen y la razón de la cultura.

[Los humanos de aspecto moderno hemos sido tan exitosos desarrollando tecnologías que nos han permitido apoderarnos y vivir en ecosistemas muy diferentes de aquellos en los que surgieron nuestros ancestros. Por ejemplo, contribuimos o, incluso, hicimos desaparecer a los neandertales europeos y del Asia Menor, y nuestra fuerza de adaptación fue el desarrollo de una tecnología dentro de una cultura acumulativa, no una adaptación al ecosistema, como la que tenían aquéllos. Las culturas humanas poseen en efecto este medio indirecto de diseminación de rasgos culturales en el tiempo y en la distancia que es el lenguaje y se apoyan mucho más que las que conocemos

¹⁵<http://www.sciencedaily.com/releases/1999/11/991108090738.htm>

¹⁶Tylor, (1871), citado por McGrew (2004, p. 15). Hemos sustituido “un hombre”, por “un animal”.

de chimpancés o de *Macaca* en una acumulación cultural: elaboramos, con el mismo cerebro, artefactos más complejos cuya técnica es transmitida socialmente: comparemos nuestra tecnología más reciente con las pinturas de Niaux de hace casi veinte mil años y tendremos la misma reacción de admiración. Somos los mismos humanos, pero tenemos una cultura que aprovechó el arte que ellos desarrollaron. Las culturas humanas estarían protegidas, según algunos autores, por un especie de efecto de engranaje (*ratched effect*) exclusivamente humano, que sólo permite avanzar acumulativamente, no retroceder. (TOMASELLO, 1993; RICHERSON; BOYD, 1996 etc.). Estos autores afirman, según McGrew: “evolution occurs when behaviour is so complex that it could not have been invented on its own” (2004, p. 23). Por un lado, esta crítica no excluye a las culturas en animales no humanos, pero, en otra interpretación, se parece al argumento religioso de Paley sobre un reloj que no pudiera haber surgido al azar y, más tarde, a las críticas al darwinismo en el sentido que el ojo humano no se podía explicar por medio de la selección natural. En efecto, es posible que exista una milenaria acumulación de rasgos culturales en esos primates, de la cual simplemente ignoramos, porque no hemos podido encontrar los pasos sucesivos, de la misma manera que Darwin anunciaba que cuando se enriqueciera el registro fósil su teoría cobraría más fuerza.

En nuestra opinión, el “efecto engranaje” como fenómeno exclusivo de los humanos está contaminado con antropocentrismo. Fragaszi & Perry (2003) dicen simplemente *que cultura es tradición* y hay tanto tradiciones animales cuanto cultura.

5 La cultura en chimpancés

Incluso los primatólogos que demostraban la existencia de culturas en monos y simios a partir de los años 1950 y que realizaron hace 35 en el simposio sobre “protoculturas” durante el *Congress of the International Primatological Society* (OREGON, 1972) (ponencias reunidas en libro en 1973), manifestaban grandes y poco explicables — vistas ahora — reticencias sobre el uso del término cultura entre los animales estudiados, si no fuera por el temor de meterse en territorios reservados a los humanos.

When one rises to the level of generality at which one can discuss all mammalian societies within the same frame of reference, it might of course be that the term ‘culture’ is appropriate only in a very loose adjectival sense; therefore, a term such as protoculture, preculture, infraculture, or ‘biological basis of culture’ can be substitutes if one so desires. Whether or not any of these terms can be defined in a fashion that is acceptable to all is another problem. This problem might disturb the deductively-oriented researcher who wants to know first of all, what do animals and men *do*, and why? (MENZEL, 1973).

De esta frase podemos extraer dos aseveraciones que nos parecen interesantes. Aunque no especifican a quiénes se refieren como “deductively-oriented researcher(s)”, supone-

mos que se trata probablemente de los filósofos que han tenido a menudo la tendencia a generalizar lo particular e, incluso, a convertir ciertas especificidades en algún tipo de universales platónicos. Sobre este punto no podemos sino estar de acuerdo con nuestros colegas japoneses, pues nada en la reflexión platónica — ya que calificamos de “platónicos” a estos pensadores orientados deductivamente — nos pudiera haber permitido descubrir la existencia de tales comportamientos en animales no humanos. Pero, por otro lado, debemos destacar el aparente temor de los investigadores de entonces a adoptar directamente el término *cultura* — tan contrario en aquellos tiempos a los valores de la tradición occidental — en vez de los de *protocultura* o *subcultura* que utilizan en su lugar. Probablemente el “establishment” científico no estaba dispuesto a aceptar la existencia de cultura en esos pequeños monos amarillentos que ni siquiera eran chimpancés; éstos, por su anatomía y por su comportamiento, habían sido reconocidos, desde hace 4 siglos, como los más cercanos a los humanos (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007d). Y esta reticencia se aplica también a los propios investigadores japoneses, a pesar de haber sido desbrozadores en este campo gracias a sus propias tradiciones culturales que tuvo gran impacto en la primatología.

6 Las culturas de los chimpancés *trogloidytes*

Aunque entre los humanos, *cultura* significa no sólo la cultura comportamental sino también la cultura material, claramente presente entre los chimpancés, rompedores de nueces por medio de martillos, yunques y calzas de yunque, sólo discutiremos aquí los aspectos conductuales de la cultura.

A pesar de lo poco que se conoce todavía de las posibles culturas entre los bonobos (*Pan paniscus*) y de que sólo se han estudiado a fondo menos de diez comunidades de sólo dos subespecies del chimpancé “común” o *Pan troglodytes*, lo que sobre ellos ahora se sabe es impresionante en relación con los 400 años del conocimiento europeo del animal.

En efecto, casi treinta años después de aquel simposio de 1972 sobre protoculturas, donde los macacos japoneses eran las estrellas de la inventiva primatológica, la crema y nata de los estudiosos de los chimpancés, en especial de aquellos que realizan trabajo de campo, llevaron a cabo, a su vez, y bajo el mismo espíritu integrador que tuvieron los trabajos antes citados, una síntesis del conocimiento actual sobre culturas de este póngido africano. A partir de una primera publicación en *Nature* (WHITEN *et al.*, 1999) de sus conclusiones¹⁷, no han dejado de salir desde entonces, laboratorios, proyectos, libros, trabajos y blogs sobre el mismo tema. El fin de la reunión fue el de establecer un mapa preciso, tanto en relación con la localización geográfica de las diferentes tropas de chimpancés, cuanto con la señalización de la especificidad cultural de cada grupo

¹⁷Donde, por cierto, Bossou (Guinea) ocupa un lugar importante en el análisis, aunque su investigador responsable, Tetsuro Matsuzawa, no aparece entre los autores.

en particular, así como la mención de la subespecie de pertenencia¹⁸ del grupo que manifiesta cada cultura, lo que significa un total *acumulado*, aunque no histórico, de 151 años de observaciones. Un primer resultado es que la cantidad de patrones (*patterns*) de variación cultural señalados es — aunque era de esperarse — muy superior a la de cualquier otra especie animal observada, con la excepción de *Homo sapiens*. Ya no se habla aquí de protoculturas o subculturas, sino simplemente de culturas, como en el caso de los humanos.

El cuerpo de especialistas partió del estudio de 65 categorías de comportamientos observados en trabajo de campo. Enseguida los autores asignaron a cada categoría uno de los siguientes seis códigos:

- 1) *Tradicional* (customary). El comportamiento ocurre en todos o en la mayoría de los miembros físicamente aptos en por lo menos una categoría de una clase edad/sexo (por ejemplo, la de machos adultos).
- 2) *Habitual*. Si el comportamiento no es tradicional, por lo menos ha ocurrido repetidamente entre varios individuos de manera consistente con cierto grado de transmisión.
- 3) *Presente*. Si el comportamiento no es ni tradicional ni habitual, por lo menos está claramente identificado.
- 4) *Ausente*. El comportamiento no ha sido registrado, sin que haya ninguna explicación ecológica que lo justifique.
- 5) *Explicación ecológica*. La ausencia del comportamiento es explicable en razón de una característica ecológica local.
- 6) *Desconocido*. El comportamiento no ha sido registrado, pero esto puede ser debido a la ausencia de oportunidades relevantes de observación.

Estas categorías fueron enseguida aplicadas a siete comunidades (dos pertenecen a una misma zona: Mahale) de chimpancés que manifiestan el récord de observación más amplio, en un rango que varía entre 8 y 38 años. Estas comunidades son:

- a) Bossou (subespecie: *P. t. verus*) en Guinea suroccidental.
- b) Tai¹⁹ (subespecie: *P. t. verus*), en la zona sur oriental de Costa de Marfil. Tai pertenece no sólo al mismo ecosistema que Bossou, sino que a pesar de la interferencia de los humanos en la región ha seguido habiendo intercambio genético y cultural entre las poblaciones de simios de ambos países.

¹⁸Ver nota 2.

¹⁹En español se escribe Tai. Mantenemos lo ortografía francesa de “Tai” por ser la que se encuentra en la literatura.

- c) Gombe (subespecie: *P. t. schweinfurthii*). Se trata de la ahora mítica región de Tanzania donde Jane Goodall iniciará, en 1960, bajo los auspicios de Louis Leakey²⁰, uno de las observaciones continuas más largas de las que se tenga memoria sobre los chimpancés. La inglesa fue la primera en describir la captura de termitas por medio de un vara como un comportamiento instrumental de los chimpancés, en una época en que el uso de instrumentos se consideraba como un rasgo exclusivamente humano.
- d) Mahale, grupo "M" (subespecie: *P. t. schweinfurthii*), Tanzania. También en Tanzania, se trata, como Bossou, de una zona donde han trabajado especialmente grupos de investigadores japoneses ligados con la Universidad de Kyoto.
- e) Mahale, grupo "K" (subespecie: *P. t. schweinfurthii*), Tanzania.
- f) Kibale Forest (subespecie: *P. t. schweinfurthii*), Uganda.
- g) Budongo Forest (subespecie: *P. t. schweinfurthii*), Uganda.

El lector deberá notar que las posibilidades de observar a otras comunidades de chimpancés en países donde todavía abundan, a pesar de las guerras entre los humanos, como los dos Congos, Gabón, Guinea Ecuatorial y varios otros, es una tarea aún pendiente para los investigadores. Si señalo esto es porque varios comportamientos de la lista de estos ocho lugares han sido señalados en otras zonas del África.

En todo caso, las combinaciones de esas 65 conductas ya mencionadas determinan la de 39 patrones de comportamiento, incluyendo a los agrupados en *uso de herramientas, aseo y cortejo* que "son habituales en ciertas comunidades pero que se encuentran ausentes en otras en las cuales las explicaciones ecológicas han sido descartadas" (WHITEN *et al.*,1999). Los investigadores también destacan las características *cualitativas* de los patrones culturales en chimpancés por lo extenso y múltiples que son, a diferencia, por ejemplo, de lo que sucede entre las aves, donde las variaciones que se reportan tienen que ver con la diversa expresión de patrones individuales; *v. gr.*: los diferentes dialectos en una especie dada de aves. Los chimpancés, en efecto, pueden diferenciarse de los demás grupos mostrando simultáneamente varios de los patrones culturales repertoriados. Esto hace que cada cultura sea especialmente distinta de las otras en varios patrones, no sólo en uno.

Cada una de las sociedades de chimpancés estudiadas manifiesta uno o más de los patrones de comportamiento conocidos hasta ahora de cada conjunto, de los que seleccionamos 23 como ilustración de lo que sucede, según los autores, en seis lugares,

²⁰Como sabemos, el paleoantropólogo también fue el impulsor y mentor de las carreras de otras dos grandes primatólogas: Dian Fossey, quien estudió a los gorilas de montaña y quien murió asesinada, probablemente por un cazador furtivo, así como Biruté Galdikas, especialista en orangutanes, quien tiene aún un centro Primatólogo en la isla de Borneo.

pues hay variantes de muchos de ellos. Los estudiosos de la cultura pertenecen a varios países europeos, a los EEUU y al Japón.

Para este efecto, usaremos las siguientes abreviaciones de lugares, para señalar la presencia, la ausencia, la presencia probable, la ausencia probable o la ausencia de datos por el momento en relación de un patrón cultural:

Assirik (A), Bossou (B), Gombe (G), Kibale (K), Mahale (H), Tai (T).

Comportamiento de ramoneo por medio de instrumentos

- 1) *Ant dip* (inmersión de un vara en un hormiguero, con tres maneras distintas de capturar y de deglutir a las hormigas). Presente en : B, K, A y G; ausentes de: T; sin datos: M.
- 2) *Honey dip* (perforación de un nido de avispas). Presente en: G y K; ausentes: B y T; sin datos: K y M.
- 3) *Bee probe* (ahuyentar a la abejas y obtener su miel con una vara). Presente en: K; ausentes: B, T, G; sin datos: A y M.
- 4) *Leaf sponge* (confección por masticación y uso de esponjas vegetales). Presente en: B, K, T y G; sin datos: A y M.
- 5) *Marrow crack* (obtención de médula rompiendo un hueso). Presente en: K; ausentes: T y G; tal vez ausentes: B y A; sin datos: M.
- 6) *Nut crack* (apertura de nueces por medio de martillo, yunque y calza de yunque). Presente en: B y K; tal vez ausentes: A, G, M y T.
- 7) *Termite dig* (captura de termitas con excavación o perforación de termitero). Presente en: B, G, K, T; tal vez ausentes: A; sin datos: M.
- 8) *Pestle pound* (confección por golpeteo de masa de fruto de palma). Presente en: B; tal vez ausentes: K, T y G; sin datos : A y M
- 9) *Hook stick* (rama utilizada para enganchar otra rama). Presente en: B; ausentes: K, T y G; sin datos: A y M.
- 10) *Gum gouge* (exprimir la resina o goma de un árbol). + : B; ausentes: T y G; tal vez ausentes: K; sin datos: A y M.
- 11) *Termite fish* (obtención de termitas por medio de la vena de una hoja o usando otros instrumentos). Presente en: A, G y M; ausentes: B y T; tal vez ausentes: K.
- 12) *Algae fish* (obtención de algas usando una vara). Presente en: B; ausentes: T y G; tal vez ausentes: K; sin datos: A y M.

Debemos destacar de este listado que Bossou, con siete comportamientos comprobados, ocupa el primer lugar, seguido por Kibale con seis, Gombe con cuatro, Assirik con dos y Mahale y Taï con uno cada uno.

Comportamiento comunicativo

- 1) *Missile throw* (lanzamiento intencional de objetos). Presentes en: B, K, G y M; ausentes de: T; sin datos: A.
- 2) *Branch haul* (jalar grandes ramas como muestra de fuerza o de invitación sexual). Presentes en: B y K; ausentes de: T y G; sin datos: A y M.
- 3) *Stick club* (uso de un palo para golpear). Presentes en: K, G y M; ausentes de: B y T; tal vez ausente: A.
- 4) *Hand clasp* (sostener un brazo levantado agarrando la mano de otro con el fin de facilitar el aseo). Presentes en: K, T y M; ausentes de: B y G; sin datos: A.
- 5) *Leaf clip* (quitar partes de una hoja con la boca o con la mano). Presentes en: B, K y M; ausentes de: T y G; sin datos: A.
- 6) *Play Start* (invitar al juego metiendo en la boca una ramita). Presentes en: K, G y M; ausentes de: B y T; sin datos: A.
- 7) *Knuckle knock* (golpetear para atraer la atención). Presentes en: K; ausentes de: B, T y G; sin datos: A y M.
- 8) *Leaf groom* ("aseo" intenso de hojas). Presentes en: T, G y M; ausentes de: B y K; sin datos: A.

Aquí encontramos que en Kibale están presentes todos menos *leaf groom*. Mahale presenta seis, Gombe dos. No hay datos para Assirik. Y las zonas más norteñas de chimpancés, Bossou y Taï, presentan tres la primera y dos la segunda.

Comportamiento de expresión corpórea (*body-oriented*)

- 1) *Fly whisk* (uso de ramas con hojas para ahuyentar a las moscas). Presentes en: B, K y G; ausentes de: T; sin datos: A y M.
- 2) *Index hit* (aplantar con el índice ectoparásitos del cuerpo). Presentes en: B y K; ausentes de: T y G; sin datos: A y M.
- 3) *Ground nest* (confección de nidos en el suelo y no solo en los árboles). Presentes en: K; ausentes de: B, T y G; sin datos: A y M.

- 4) Leaf napkin (confección de asiento hecho de hojas). Presentes en: T y G; ausentes de: B y K; sin datos: A y M.
- 5) Self tickle (utilización de objetos para auto-rascarse). Presentes en: G; ausentes de: B, K y T; sin datos: A y M.

En este rubro llama la atención la carencia de datos en las zonas de Assirik y de Mahale para estos patrones, lo cual pudiera cambiar conforme avancen las investigaciones de campo (y mientras sobrevivan los animales al impacto de los humanos). De las restantes zonas, Gombe manifiesta tres, Kibale dos, y Bossou y Tai, uno cada una.

Recordemos que de las tres subespecies de chimpancés, sólo dos son estudiadas desde hace mucho tiempo y manifiestan resultados en varias de las categorías, la *P. t. verus* del oeste y la *P. t. schweinfurthii* del este. Pero es precisamente importante destacar aquí, como lo ponen de relieve varios autores, que no existe una coincidencia perfecta entre los comportamientos y las subespecies, ni siquiera entre los comportamientos y las grandes zonas geográficas, de igual manera como sucede entre los humanos, donde no hay subespecies, es cierto, pero sí adaptaciones físicas al medio notorias, antes llamadas razas.

A estas alturas del análisis, nos encontraríamos con dos tipos de críticas. La más frecuente, de tradición cartesiana y analítica: mientras no posean lenguaje, los animales sólo pueden hacer esas cosas que llamamos cultura de manera automática, como robots programados, sin ningún producto de la reflexión. Pero Descartes pensaba que el punto de apoyo del saber estaba en el cogito: se puede dudar de algo, pero no de que se duda. El pensamiento es una cosa, una sustancia. Y querer quitar la idea de mente en los animales ha traído paradójicamente la posibilidad de quitársela a los humanos también: para los conductistas, por ejemplo, toda acción humana no es más que la expresión de un condicionamiento operante más o menos complejo. El error del cartesianismo y de sus seguidores analíticos o conductistas es crear la idea de una sustancia sin variaciones ni escalonamientos. El aporte del darwinismo y la posibilidad de estudiar la cultura en animales no humanos es precisamente la hipótesis — por demás científicamente vigente — de que existen procesos graduales, acumulativos y diversos en varias manifestaciones de la vida, incluyendo en las culturales. A esto responderíamos que también existen investigadores de la psicología de los humanos — que se apoyan por cierto en un modelo animal inspirado en aves y roedores —, como los conductistas, quienes afirmarían que tampoco entre los humanos existe intencionalidad.

Por otro lado, tendríamos la crítica contraria: estos comportamientos no tienen todos rasgos culturales. Alguien pudiera afirmar que, entre los perros por ejemplo, existen movimientos que invitan al juego. Esto es cierto, pero en el caso de los chimpancés, donde se puede invitar al juego por medio de una expresión corpórea, como entre los canes, se asocia la colocación de una ramita en la boca como invitación al juego, acto que

implica el uso de instrumentos y que, por cierto, no se presenta con la misma frecuencia o de la misma manera en todas las comunidades estudiadas.

Ya no podemos dudar de la existencia de cultura en animales no humanos que no poseen el lenguaje natural y que tampoco lo pueden adquirir completamente en su compleja estructura. El lenguaje natural, como lo demuestran los esfuerzos por enseñarles a los póngidos el AMESLAN²¹ o lenguaje americano de sordos, (esfuerzo que sí produjo que varios simios — chimpancés “comunes” y bonobos — produjeran uniones de hasta cuatro palabras en frases y el aprendizaje cientos de palabras) verá con resistencia que se pueda pretender llevar a cabo un estudio comparativo de las sociedades de chimpancés de igual forma que se realiza con comunidades humanas.

Por ello, y para finalizar, creo haber puesto de relieve que el estudio de la cultura tiene, entre los primatólogos, claras connotaciones filosóficas, a pesar de que brillantes autores pretendan que ningún discurso se compara a lo que vale “una hipótesis probada con datos claros” (MCGREW, 2004: x). McGrew, con cuya defensa del concepto naturalizado de cultura coincidimos, no se da cuenta de la cantidad de conceptos metafísicos que contiene esa frase, empezando por “un dato claro” (frase, por cierto, inspirada en las “ideas claras y distintas” de Descartes). Entre los filósofos, donde la metafísica es “pan nuestro de cada día”, encontramos sin embargo marcadas diferencias entre aquellos que, apoyándose en estudios de campo con especies no humanas, ven una continuidad entre lo que sucede en el mundo animal y entre los humanos (animales, al fin y al cabo) y aquellos que, partiendo también de consideraciones metafísicas, pero *a priori* esta vez, afirman simplemente que sin lenguaje natural no hay pensamiento y que sin pensamiento no puede existir cultura.

En todo caso, se ha demostrado que existen entre los animales comportamientos complejos que requieren de un aprendizaje social ultra-generacional — no sólo de uno individual por ensayo y error — y que por ello no son de la misma naturaleza que la mayoría de los demás, donde el aprendizaje social no existe. A aquéllos los identificamos con la cultura por las razones expuestas, conocimientos que nos sirven sin duda para evaluar mejor el pasado evolutivo de nuestra especie y, además, nos ayudan a ser más modestos en nuestro antropocentrismo.

Ahora bien, gracias a ellos, el concepto de cultura ha dejado de ser un término exclusivamente metafísico, semejante al de mente o de intencionalidad'. Ahora se trata de un concepto que conlleva también una connotación científica, — por lo menos en el sentido de que puede ser contrastado con observaciones y experimentos estrictamente controlados — de tal suerte que en las comunidades animales puede tener una descripción y un seguimiento precisos. Puede incluso ser, como sucedió con la etología, que las metodologías empleadas en las pesquisas sobre las culturas en primates y otros animales se apliquen exitosamente a las culturas humanas.

²¹ American Sign Language.

Por ello, la definición de las enciclopedias cambiará sin duda para dar lugar a que el concepto de cultura abarque a muchas otras formas de vida además de los humanos.

Referências bibliográficas

ARISTÓTELES. *De generationes animalium*. V.7.

BARTON, R. The evolutionary ecology of the primate brain. In: LEE, P. C. (Ed.). *Comparative primate socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 167-203.

FRAGASZI, D. & PERRY, S. (Eds.). *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge : Cambridge University Press, 2003.

HARLOW, H. F.; DODSWORTH, R. O.; HARLOW, M.K. Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 54, n. 1, p. 90-97, Jul. 1965.

HUME, D. *Dialogues concerning natural religion*. Londres: Routledge, 1991.

ITANI, J.; NISHIMURA, A. The study of infra-human culture in Japan. In: MENZEL, E. W. (Ed.). *Precultural primate behavior*. Basel: S. Karger, 1973. p. 26-50.

KAWAI, M. On the newly acquired habit of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Island. *Primates*, v. 4, n. 1, p. 113-115, Mar. 1963.

KAWAMURA, S. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates*, v. 2, n. 1, p. 43-60, Mar. 1959.

KROEBER, A. L. Sub-human culture beginnings. *Quarterly Review of Biology*, v. 3, 325-342, 1928.

LAROUSSE, P. *Grand Larousse universel*. París: Larousse, 1995. 15 v.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. El lugar de los animales frente a los humanos en la época pos-aristotélica. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; ARÉCHIGA-CÓRDOVA, V. (Ed.). *En busca de lo humano*. México: CEFPSVLT, 2007c. No prelo.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. El surgimiento del chimpancé. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; ARÉCHIGACÓRDOVA, V. (Ed.). *En busca de lo humano*. México: CEFPSVLT, 2007d.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Hombres y animales, naturaleza compartida: Montaigne e Charron, pensadores contemporâneos. *Ludus Vitalis*, v. 10, n. 17, p. 37-50, 2002.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Individuo y sociedad: vigencia del pensamiento de J. P. Sartre. In: MARTÍNEZCONTRERAS, J.; PONCE DE LEÓN, A. (Coord.). *Antiguo y moderno*. México: Siglo XXI, 2007b. p. 188-208. (El Saber Filosófico, v. 1).

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Introducción a el saber filosófico. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; PONCE DE LEÓN, A. (Coord.). *Antiguo y moderno*. México: Siglo XXI, 2007a. p. 23-40. (El Saber Filosófico, v. 1).

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Las primeras descripciones de antropoides en el siglo XVII y su importancia para la filosofía de la evolución. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 183-217.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Problemas en torno al lenguaje de los póngidos. In: ALCARAZ, V. M. (Coord.). *Una mirada múltiple sobre el lenguaje*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara, 2000. p. 135-159.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. *Sartre: la filosofía del hombre*. México: Siglo XXI, 2006.

MARUHASHI, T.; TAKASAKI, H. Socio-ecological dynamics of Japanese macaque troop ranging. In: FA, J. & LINDBURG, D. G. Eds. (1996). *Evolution and ecology of macaque societies*, Cambridge, Cambridge University Press.

MATSUZAWA, T. Koshima monkeys and Bossou chimpanzees: long-term research on culture in nonhuman primates. In: WAAL, F. B. M. DE; TYACK, P. L. (Ed.). *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. p. 374-387.

MCGREW, W. C. *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

MCGREW, W. C. *The cultured chimpanzee: reflections on cultural primatology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

SARTRE, J. P. *Les mouches: drame en trois actes*. Paris: Gallimard, 1943.

TOMASELLO, M.; CALL, J. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press, 1997.

TURING, A. M. Computing machinery and intelligence. *Mind*, v. 59, n. 236, p. 433-460, 1950.

TYLOR, E. B. *Primitive Culture: researches into the development of mythology, philosophy, religion, art, and custom*. London: J. Murray, 1871.

WHITEN, A. et al. Cultures in chimpanzees. *Nature*, v. 399, p. 682-685, Jun 1999.

GENES, SELEÇÃO NATURAL E COMPORTAMENTO HUMANO: A MENTE ADAPTADA DA PSICOLOGIA EVOLUCIONISTA

Ricardo Waizbort & Filipe Cavalcanti da Silva Porto

1 Introdução

O objetivo deste capítulo é apresentar a psicologia evolucionista (PE)¹, uma abordagem evolutiva (no sentido darwinista) em psicologia que começou a se desenvolver na década de 1980, cujo marco fundador² foi a publicação do livro *The adapted mind* organizado por J. Barkow, L. Cosmides e J. Tooby em 1992 (LALAND; BROWN, 2002). Darwin, em *A origem das espécies*, obra publicada em 1859, afirmou que a psicologia poderia, daquele momento em diante, basear-se em “um novo fundamento, o da necessária aquisição gradual de cada faculdade mental” (DARWIN, 1985, p. 366). Assim, para Darwin, as faculdades mentais dos seres humanos e de outras espécies seriam o resultado de transformações graduais, causadas por processos de seleção. Como é sabido, a ação criativa da seleção natural depende de uma ampla variação intra-específica, variação essa expressa pelas diferenças individuais, físicas e psicológicas, que se podem observar entre quaisquer dois ou mais membros de uma mesma espécie. Além disso, para Darwin, as diferenças que importam ao processo evolutivo são aquelas herdáveis, ou seja, transmitidas dos progenitores à prole. As modificações causadas pelo ambiente e pela experiência que não são incorporadas ao patrimônio hereditário da espécie são

¹ Psicologia Evolucionista é a tradução que estamos usando para “evolutionary psychology”. A *psicologia evolutiva* é muitas vezes identificada com as ideias de Jean Piaget.

² Laland e Brown (2002) apresentam uma história das ciências do comportamento de cunho evolutivo. Eles reconhecem que a PE é uma espécie de saco de gatos onde se misturam abordagens rápidas, rasteiras e apelativas que, sem as devidas mediações, afirmam que nossas faculdades mentais e comportamentos são determinados em níveis biológicos; e uma PE comprometida com os cânones científicos e acadêmicos, representada pelo livro *The adapted mind*, que trata das aproximações *testáveis* e *críticas* entre psicologia e a biologia evolutiva.

invisíveis ao processo de seleção. Na época de Darwin, os mecanismos hereditários eram mal conhecidos, mas ele não ignorava a importância da descoberta das leis da herança para sua teoria.

A psicologia evolucionista visa compreender a estrutura das faculdades da mente humana, que se implementam no cérebro, a partir do processo darwiniano de seleção. Ou seja, a PE pressupõe que: 1) as faculdades mentais humanas evoluíram ao longo da história filogenética de nossa linhagem, a partir de mecanismos psicológicos presentes em ancestrais pré-humanos; 2) tais faculdades apresentavam variações intra-específicas geneticamente herdáveis; 3) as pressões ambientais a que esta linhagem foi submetida ao longo de sua trajetória evolutiva selecionaram variedades mentais que facilitaram a reprodução e a sobrevivência de seus portadores, disseminando-se entre a maioria dos indivíduos e constituindo uma unidade psíquica da espécie³ (COSMIDES; TOOBY, 1997).

Nesse sentido, o objetivo específico da PE é elaborar e testar hipóteses que tratem da estrutura adaptativa da mente. Em outras palavras, investigar como as faculdades mentais emergem filogeneticamente e se desenvolvem (no sentido ontogenético⁴), considerando tanto os mecanismos neuro-psicológicos que nos permitem sobreviver no mundo de hoje, como as condições ambientais que permitiram, no passado, a evolução das funções que a mente executa. O presente capítulo se propõe a: 1) apresentar e explicar os princípios da PE e seu fundamento genético; 2) apresentar e discutir as bases teóricas dos diferentes níveis de análise da PE e as evidências empíricas que lhes dão respaldo; e 3) discutir alguns avanços da pesquisa na área que podem ser considerados como desdobramentos críticos da PE.

É preciso enfatizar que a PE não lida diretamente com os comportamentos humanos, mas com mecanismos psicológicos (as faculdades mentais nos termos de Darwin) que, no mais das vezes, estão correlacionadas causalmente com tais comportamentos. Assim, a PE se propõe a desvendar como os mecanismos psicológicos fixados por seleção natural podem explicar a diversidade e a complexidade dos comportamentos humanos, que até certo ponto são expressões desses mecanismos.

³ O conceito de unidade psíquica não exclui a variação individual das faculdades mentais que pode se dever tanto à variabilidade genética como à variabilidade ambiental. O estudo das origens dessa variação intra-específica, no entanto, não é objeto da PE, mas sim da genética do comportamento.

⁴ O adjetivo “ontogenético” significa aqui que uma série de faculdades mentais hereditárias, comuns a todos os seres humanos, expressa-se ao longo do desenvolvimento de um indivíduo e não obrigatoriamente ao nascer. Além disso, a expressão dessas faculdades é dependente de estímulos ambientais, cuja presença, ausência ou variação de intensidade pode levar a diferenças individuais na expressão dessas faculdades. Para a PE, os limites e as formas pelas quais essas faculdades mentais se expressam diante da gama de estímulos a que um indivíduo está exposto ao longo da vida foram selecionados ao longo da evolução da linhagem hominínea. Em outras palavras, os programas ontogenéticos, por executarem funções bastante específicas e complexas, também são o produto de processos seletivos.

2 As teses centrais da psicologia evolucionista

A PE apoia-se em duas teses principais. A primeira é oriunda da psicologia cognitiva: a mente humana (e também a de outros animais) é um processador de informações. Sua base física são circuitos neurais do encéfalo, cuja ativação é responsável por mecanismos psicológicos (programas cognitivos, algoritmos). Tais mecanismos possuem uma dupla função. A primeira é interpretar diversos estímulos internos e externos capturados pelos órgãos dos sentidos e que chegam ao encéfalo na forma de impulsos nervosos. A outra função é produzir respostas específicas (comportamentos) a esses estímulos (COSMIDES; TOOBY, 1997). Assim, um modelo da estrutura da mente humana poderia ser construído a partir de conceitos usados pelas ciências da computação: informação, computação e retroalimentação (*feedback*) (TOOBY; COSMIDES, 1992; PINKER, 2004).

Note-se que nesse modelo da mente humana como uma estrutura computacional, proposta pela PE, a linguagem ocupa uma posição central. Para Darwin, o desenvolvimento da linguagem humana é uma das quatro características⁵ que tornaram nossa espécie capaz de todas as realizações culturais e sociais que nos caracterizam (LEAKEY, 1995). Houve tempo em que se pensava que apenas seres humanos possuíam uma linguagem. Atualmente, sabe-se que a comunicação entre animais de uma mesma espécie e entre indivíduos de espécies diferentes é muito mais comum do que se poderia imaginar no tempo de Darwin (ZAHAVI; ZAHAVI, 1997). Todavia, não se pode negar que apenas a espécie humana desenvolveu uma linguagem falada e, depois, escrita, altamente simbólica, cujos signos são, no mais das vezes, convencionais, embora nem sempre completamente arbitrários. Menos arbitrárias ainda são as regras sintáticas de relacionamento de signos, desenvolvidas independentemente em várias partes do mundo. De qualquer forma, o que está em jogo é a habilidade de lidar com signos abstratos, cujas regras são intersubjetivamente compartilhadas. Tais regras são aprendidas pelos usuários de uma mesma língua, o que os provê de uma linguagem capaz de conteúdo comunicativo, descritivo e argumentativo.

A aprendizagem de linguagens é tão importante na formação das faculdades mentais humanas que muitas pessoas afirmam que é ela que produz todas essas faculdades. Em realidade, essa é a posição mais ou menos geral dos adeptos do modelo padrão das ciências sociais, apresentado adiante. Contrariamente, para os adeptos da PE a relação entre mente e linguagem é de retroalimentação (*feedback*) positiva, ou seja, o desenvolvimento da linguagem favorece o desenvolvimento da mente, que por sua vez favorece o desenvolvimento da linguagem, e assim por diante (PINKER, 1997). Além disso, é impossível pensar tanto a evolução da mente como a da linguagem fora de um ambiente social complexo, uma vez que a linguagem em si mesma é um fenômeno eminentemente social (MITHEN, 2002).

⁵ As demais são o advento do bipedalismo, a fabricação de instrumentos e a emergência de um cérebro consideravelmente maior em relação ao tamanho do corpo.

A segunda tese fundamental da PE integra a psicologia cognitiva e a biologia evolutiva: os programas cognitivos que compõem a mente humana são, como qualquer outra estrutura orgânica complexa, um produto da evolução biológica, mais especificamente da seleção natural (TOOBY; COSMIDES, 1992). À luz do que foi explicado anteriormente, as faculdades mentais humanas são o resultado da evolução das faculdades mentais de outras espécies animais, ancestrais da linhagem hominínea. Essa linhagem obteve sucesso evolutivo (ou seja, não foi extinta), porque seus descendentes foram capazes de superar os obstáculos à sobrevivência e à reprodução impostos por um ambiente ancestral.

Em suma, a seleção natural fixou nos seres humanos genes que, ao interagirem com o ambiente, constroem e regulam a atividade de circuitos neurais. Estes últimos estão na base de programas cognitivos que interpretam informações provenientes do meio e permitem que seus portadores produzam os comportamentos necessários à sua sobrevivência e reprodução. Para Tooby e Cosmides (2005), “genes são elementos reguladores que usam o ambiente para construir organismos. Portanto, cada característica de um organismo é co-determinada pela interação entre gene e ambiente” (p. 34). A essa altura, é importante discriminar a função do ambiente na ontogenia de seu papel na filogenia. No desenvolvimento de um único indivíduo, da célula ovo à estrutura adulta (reprodutiva), há uma espécie de programa genético mais ou menos rígido, cuja implementação se adequa ao ambiente em que o indivíduo em desenvolvimento se encontra. Nesse caso, o ambiente fornece aos genes informações necessárias ao desenvolvimento e à regulação de estruturas e funções corporais (incluindo os circuitos nervosos). Por exemplo, no caso do desenvolvimento dos braços humanos, esse processo é mais ou menos imune a fatores ambientais, pois há um programa genético responsável pelo desenvolvimento dessa estrutura, que pode ser compreendida como um dos inúmeros alvos do programa. No caso da filogenia, o ambiente é composto virtualmente por todos os fatores que selecionam genes responsáveis pela construção de tais estruturas e funções. O processo filogenético não está codificado no genoma. A evolução é um processo sem um alvo definido, ao sabor de flutuações ecológicas. Nesse caso, a construção do genoma é, mais uma vez, o resultado de processos seletivos operando sobre populações geneticamente variáveis, variação essa gerada aleatoriamente por mutação e recombinação.

Nas seções seguintes, identificaremos os níveis de análise da PE (figura 1). Chamamos de níveis de análise as bases conceituais dessa disciplina que são capazes de promover hipóteses testáveis. Inicialmente, temos o nível cognitivo, constituído pelos mecanismos psicológicos que processam informação; este é o principal foco dos psicólogos evolucionistas. Tais mecanismos são implementados pela atividade de circuitos neurais (o nível neurofisiológico). O funcionamento integrado desses mecanismos deve ser capaz de gerar comportamentos úteis na solução dos problemas adaptativos enfrentados pelos ancestrais da espécie humana (problemas investigados pela antropologia e pela arqueologia). Esses mecanismos psicológicos, expostos a condições ecológicas distintas,

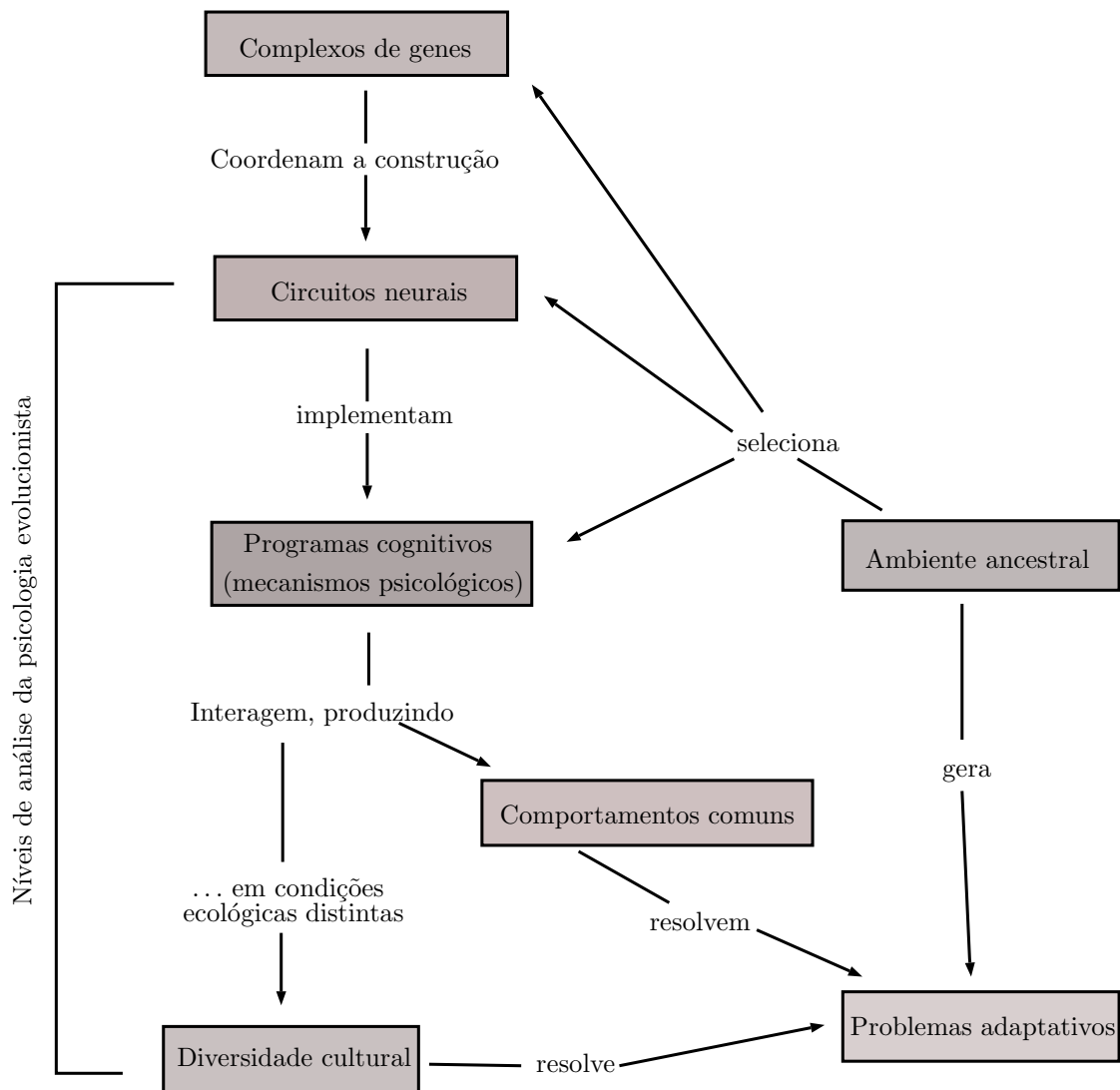


Figura 1: Níveis de análise da psicologia evolucionista.

seriam responsáveis pela diversidade cultural de nossa espécie (assunto de interesse da antropologia cultural).

3 O fundamento genético da psicologia evolucionista

Na figura anterior, *não* consideramos os genes um dos níveis de análise da PE, porque as teses da PE não geram hipóteses testáveis a respeito de genes específicos. Por outro lado, não poderíamos deixar de ressaltar que um dos fundamentos da PE é a concepção de que os genes se constituem no nível fundamental em que a seleção natural opera. Há uma longa tradição de debates na biologia evolutiva a respeito desse tema. Para Darwin, a seleção opera no nível dos indivíduos, embora os insetos sociais (formigas, abelhas, vespas) o tenham forçado a pensar que a seleção natural poderia favorecer grupos em vez de indivíduos. A discussão sobre os níveis de seleção adentrou o século XX e desponta, no século XXI, como uma questão teórica e empírica da mais alta relevância. Como em

outros campos da biologia evolutiva, a PE assume que o nível fundamental, mas não único, em que a seleção opera, é o nível dos genes (DAWKINS, 1982; CRONIN, 1995).

Segundo muitos críticos, os adeptos da PE adotam uma abordagem que reduziria o comportamento humano a genes, sendo estes o resultado da seleção natural (LICKLITER; HONEYCUTT, 2003; BULLER, 2005; GOULD, 2000). Essas críticas estão fundadas na ideia de que fatores epigenéticos, ambientais e culturais seriam mais determinantes do que os genes. Lickliter e Honeycutt (2003) usam como crítica à PE o exemplo de fatores epigenéticos ou ambientais, como a temperatura, na determinação do sexo dos répteis. O sexo não seria determinado por genes, mas seria uma função da quantidade de calor que recebe o organismo em desenvolvimento. Esse caso específico, entretanto, ilustra o tipo de interação entre genes e ambiente, amplamente defendido por psicólogos evolucionistas, como argumenta Krebs (2003):

(...) um único gene sensível à temperatura exerce um papel central nesta interação gene-ambiente. Isso ilustra o tipo de questão proposta pelos teóricos da evolução, em relação ao nível de análise que lhes interessa, quando se perguntam sobre qual a vantagem adaptativa que esse gene pode ter dado aos répteis em um ambiente ancestral. A resposta provavelmente reside no fato de que a temperatura, durante a incubação, está relacionada ao tamanho do corpo na maioria dos répteis, o que proporciona diferentes benefícios adaptativos em machos e fêmeas (p. 7, tradução nossa).

Nesse contexto, é importante ter em mente que quando se fala de genes para comportamentos complexos⁶, requer-se qualificar o conceito de gene. O gene da PE (elementos reguladores que usam o ambiente para construir organismos) não é o mesmo da genética mendeliana, nem o gene molecular proposto por Watson e Crick e tampouco aquele utilizado por Dawkins no seu polêmico livro *O gene egoísta*, de 1976. Ridley (2003) distingue sete conceitos de gene e debates filosóficos intermináveis questionam a possibilidade de se chegar a uma definição consensual de “gene” (FALK, 1986; KELLER, 2002; SOLHA e WAIZBORT, 2007). Segundo Karl Popper, conceitos adquirem significado no contexto de teorias científicas. Para Popper, as definições dos conceitos são apenas instrumentos na construção de teorias científicas testáveis. A genética como ciência não dependeu e não depende de uma definição unívoca de gene, embora, pelo menos boa parte dos cientistas pareça concordar que o gene é uma entidade real com efeitos causais mais ou menos claros, suscetíveis em alguns casos de modificação ou interferência pelas técnicas da biologia molecular. De qualquer forma, o nível do gene parece ser absolutamente necessário, embora não completamente suficiente, para explicar os mecanismos psicológicos, que, segundo a PE, contribuem para sermos o que somos (KREBS, 2003).

Encontrar o alimento certo, selecionar parceiros reprodutivos, cuidar da prole, evitar trapaceiros, fazer alianças, cultivar terras, caçar e criar animais, produzir discurso simbó-

⁶ Tais como a agressividade, a escolha de parceiros sexuais ou a detecção de trapaceiros.

lico são alguns poucos entre centenas de outros comportamentos diferentes relacionados a faculdades mentais específicas que ocorrem em todos os grupos humanos, de todas as épocas e geografias (BROWN, 1991; PINKER 2004). Como veremos, tais comportamentos universais humanos não podem ser compreendidos sem referência aos mecanismos psicológicos subjacentes ou, mais especificamente, a sistemas de mecanismos. Essa suposta universalidade de certos mecanismos psicológicos entre os humanos é um indício de que tais mecanismos são geneticamente determinados? Seria absurdo pensar que temos genes para evitar trapaceiros, para tabus alimentares, para sentirmos vergonha, ou para imaginar o que se passa em mentes alheias. Na verdade, não há genes que codifiquem tais comportamentos em níveis psicológicos. Sequer há um gene que produza um polegar opositor. O que os genes fazem, em determinados contextos nucleares e celulares, é sintetizar proteínas que podem estar envolvidas no desenvolvimento do polegar.

Quando um psicólogo evolucionista fala de um gene para agressividade, assim como quando o neurocientista Joseph LeDoux fala da emoção ou estado mental que chamamos medo, ambos estão falando de um sistema com muitos componentes. Sem olhos, sangue, células, água, adrenalina ou hipotálamo, não poderia haver medo. A resposta ao medo depende de inúmeras estruturas e elementos fisiológicos que também estão sob o controle de processos no nível genético, que, por sua vez, como já foi assinalado, está sendo alimentado por informações que constituem o ambiente em que o indivíduo vive. Por exemplo, não há *um* gene para a agressividade que seja diretamente estimulado pela faculdade do medo, mas um conjunto de processos biológicos geneticamente determinados (produção de hormônios, ativação de circuitos neurais específicos), que produz uma resposta agressiva, ou de fuga, a certas condições ambientais. Tais condições geram, simultaneamente, uma sensação que pode ser compartilhada pela maioria dos indivíduos como medo. Os portadores dos genes que disparam comportamentos agressivos, ou de fuga, a situações de medo deixaram mais descendentes (agressivos e/ou medrosos) em inúmeros grupos animais.

4 Circuitos neurais e programas cognitivos

O encéfalo dos humanos é formado por estruturas como o cérebro, o cerebelo, o corpo caloso, o diencéfalo, dentre outras. Tais estruturas, por sua vez, são compostas por inúmeros circuitos neurais: redes de neurônios conectados entre si que executam funções específicas em cada uma dessas regiões. A compreensão deste texto sob os olhos do leitor só é possível porque há neurônios no córtex visual do cérebro capazes de transformar, de maneira até o momento desconhecida pelas neurociências, impulsos nervosos provenientes da retina numa sensação que chamamos de imagem. A consciência do texto ocorre quando neurônios do referido córtex visual estimulam (por meio de impulsos nervosos) os neurônios do lobo temporal. Na ausência dessa conexão, um indivíduo vê o texto mas não sabe que vê, não tem consciência de que vê (GIBB, 2007).

Analogamente, para os psicólogos cognitivos, programas cognitivos são necessários à solução de tarefas que permitem a sobrevivência e a reprodução dos animais no ambiente particular em que se encontram. A ação conjunta, consciente ou não, desses programas ou faculdades computacionais seria o que chamaríamos de 'mente'. Dessa forma, consideramos como programa cognitivo tanto os processos mentais responsáveis por respostas racionais como por respostas emocionais⁷. Nas palavras de Cosmides e Tooby (1997):

Para os cientistas cognitivos, cérebro e mente são termos que se referem ao mesmo sistema, que pode ser descrito de duas maneiras complementares — tanto em termos de propriedades físicas (o cérebro), quanto em termos do processamento de informações (a mente). A organização física do cérebro evoluiu, porque ela própria gerou determinadas relações entre os processadores de informação, relações essas que se tornaram adaptativas (p. 4, tradução nossa).

Como já assinalado, os problemas adaptativos encontrados pela linhagem hominínea ao longo de sua história evolutiva são inúmeros. Poderíamos imaginar duas arquiteturas mentais diferentes capazes de resolvê-los. Uma delas processaria as informações do ambiente a partir de poucos programas cognitivos de propósito geral (doravante PCPG), cuja operação não depende das características específicas do problema a ser enfrentado (por exemplo, o raciocínio lógico ou a aprendizagem por tentativa e erro). A arquitetura alternativa estaria baseada em mecanismos psicológicos específicos, cuja atividade depende de informações específicas do ambiente incorporadas nesses mecanismos. Por décadas, a psicologia acreditou que a mente humana seria formada apenas por poucos PCPG, o que explicaria a incrível flexibilidade (plasticidade) do comportamento humano. O advento da psicologia cognitiva e dos estudos em inteligência artificial mostrou que essa hipótese não se sustenta (TOOBY; COSMIDES, 1992). Vamos desenvolver aqui dois argumentos articulados nessas áreas.

O primeiro argumento se refere ao fenômeno conhecido pelos psicólogos cognitivos como explosão combinatória (*combinatorial explosion*). Para qualquer estímulo a que um animal é submetido, existe, pelo menos em termos teóricos, uma infinidade de respostas comportamentais possíveis. Esse número ilimitado de respostas, que cresce à medida que novos estímulos se sucedem, é a explosão combinatória. No entanto, por mais que uma espécie apresente um comportamento flexível, a gama de respostas de fato observadas (mesmo em seres humanos) que são adaptativas é sempre uma fração muito pequena diante da miríade de possibilidades comportamentais que um indivíduo poderia exibir. Um sujeito poderia se comportar diante de um incêndio de forma

⁷ Em termos neurais, esses dois tipos de comportamento são provenientes de circuitos neurais diferentes, mas interconectados (LEDOUX, 1998; GIBB, 2007). Pacientes que carecem dessas conexões simplesmente não conseguem tomar decisões diante de problemas cotidianos, pois sua reflexão racional não é alimentada neurofisiologicamente por suas emoções (DAMÁSIO, 2004).

passiva, ou mesmo se atirando nele. Ou seja, a flexibilidade irrestrita — consequência da explosão combinatória — é evolutivamente inviável, pois não garante a sobrevivência e a reprodução de seu portador, pelo contrário, na maioria das vezes, produziria uma resposta que o prejudicaria. Para que a flexibilidade possa ser adaptativa, ela deve ser guiada por algum tipo de mecanismo psicológico regulador. É a eficiência desse tipo de mecanismo que possibilita a flexibilidade de diversos comportamentos em populações animais (TOOBY; COSMIDES, 1992).

O segundo argumento se baseia na diversidade dos problemas adaptativos. Apenas um único programa cognitivo não seria capaz de resolver um número virtualmente infinito de problemas específicos (TOOBY; COSMIDES, 1992). Por exemplo: um programa cognitivo que escolhe fêmeas de mamíferos para reproduzir deve levar em consideração sinais de juventude, visto que a fecundidade em fêmeas de mamífero após a puberdade diminui com a idade. Se os mesmos sinais de juventude forem usados para selecionar alimento, seu portador pode vir a se intoxicar com frutas imaturas, ao invés de saborear frutas maduras, ricas em carboidratos. Dessa forma, a diversidade de tarefas que um animal deve executar exige um conjunto de programas cognitivos especializados.

Em resumo, para a PE, a mente humana seria composta, além de PCPG, de programas cognitivos funcionalmente especializados (*functionally specialized*) dependentes de conteúdo (*content-dependent*) que, ao serem estimulados por determinadas situações, geram comportamentos capazes de resolver problemas específicos relativos à sobrevivência e à reprodução de seus indivíduos (TOOBY; COSMIDES, 1992). Esses programas especializados são chamados de módulos. A PE, portanto, prevê uma modularização massiva da mente humana. Além disso, a PE supõe que esses módulos sejam *funcionalmente* encapsulados, mas não *informacionalmente* encapsulados⁸. Em outras palavras, os comportamentos (*outputs*) gerados por um módulo são oriundos da atividade exclusiva desse módulo, mas que eventualmente pode lançar mão de informações armazenadas em outros módulos (HAGEN, 2005). Dessa forma, o comportamento final de um *indivíduo* seria, na maior parte das vezes, consequência da ação integrada de diferentes módulos.

Na perspectiva da PE, comportamentos gerados por módulos não se opõem a comportamentos decorrentes da aprendizagem. Certos módulos ao serem disparados por situações específicas redundariam em respostas padronizadas e pouco flexíveis; algo próximo do que os etólogos chamariam de instintos. No entanto, como a resposta de alguns módulos lança mão de informações contidas em outros módulos, o comportamento final do indivíduo torna-se cada vez mais flexível à medida que informações

⁸ Para Jerry Fodor, criador do termo 'módulo', módulos *informacionalmente* encapsulados são aqueles mecanismos psicológicos que ao computarem a informação proveniente do ambiente têm acesso apenas à informação daquele módulo. Para a PE, módulos são mecanismos psicológicos que produzem comportamentos a partir do processamento de informação que podem estar contidas nesse e em outros módulos. Esta pequena diferença na definição de módulo entre Fodor e os psicólogos evolucionistas explica uma parte das críticas dirigidas ao conceito de modularização massiva da PE (HAGEN, 2005).

acumuladas em diferentes módulos possam ser acessadas. Para a PE, comportamentos mais flexíveis seriam explicados, em parte, pela integração de um número crescente de módulos coordenados por PCPG.⁹ No entanto, em situações que colocariam em risco a sobrevivência dos indivíduos, por exigirem uma resposta rápida, os programas cognitivos dependentes de conteúdo seriam disparados antes dos PCPG (COSMIDES; TOOBY, 1997). Tal precedência garantiria uma maior eficiência e rapidez na solução dos problemas, cuja urgência não seria atendida por um PCPG. Por exemplo, não seria adaptativo aprender a reagir a um predador por tentativa e erro. Devemos ressaltar ainda, que o tráfego de informação entre módulos também é um alvo da seleção natural, na medida em que a estruturação dos circuitos nervosos durante a embriogênese, e os limites para sua alteração decorrentes da experiência, também estão sob rígido controle genético (RAMUS, 2006).

Em apoio ao modelo de arquitetura mental da PE, concorre uma série de trabalhos teóricos e empíricos relativos tanto ao nível dos programas cognitivos como ao nível da neurofisiologia do encéfalo. No que diz respeito ao primeiro nível, destacam-se os trabalhos desenvolvidos na área da inteligência artificial. Engenheiros de computação que tentam montar computadores inteligentes (capazes de algumas ações humanas como jogar xadrez, tocar sinfonias e reconhecer expressões emocionais) percebem que é preciso programar a *mente* do computador para que ele possa processar as informações adquiridas. Segundo essa tradição, quanto mais programas, maior a capacidade de gerar comportamentos complexos. Naturalmente, não é só o número de programas que é relevante, mas também a própria estrutura do computador, assim como a capacidade dos programas de se articularem e se sobreporem. De qualquer maneira, na medida em que cresce o número de programas, aumenta também o número de interações entre tais programas (DENNETT, 1998; PINKER, 2004).

No ramo da psicologia cognitiva, testes empíricos com seres humanos que exploram a expressão de comportamentos específicos, tais como a detecção de trapaceiros e a prevenção a danos físicos, também sugerem uma mente humana modularizada. Esses comportamentos são evocados em situações experimentais em que grupos de pessoas são submetidos a baterias de testes de Wason, que avaliam a capacidade das pessoas em aplicar corretamente o raciocínio lógico dedutivo. Os respondentes normalmente têm um desempenho ruim no teste de Wason (aplicam mal o raciocínio lógico dedutivo), quando este é construído a partir de situações abstratas. No entanto, quando o mesmo tipo de teste é feito no contexto de trocas ou regras sociais, ou de danos físicos, o desempenho é significativamente superior. Algumas variações do teste de Wason foram construídas de forma que a resposta baseada apenas no raciocínio lógico dedutivo contrariasse a decisão tomada por um módulo especializado na detecção de trapaceiros. Nessas situações, a maior parte dos respondentes opta pela resposta que contraria o raciocínio lógico

⁹ O que não quer dizer que não exista aprendizagem baseada apenas em PCPG.

dedutivo, mas que garantiria a detecção mais apurada de trapaceiros. Esses resultados sugerem que deve haver módulos dependentes de conteúdo que são prioritariamente acionados — em contexto, cuja tomada de decisão envolva situações críticas sob o ponto de vista da sobrevivência — em detrimento de PCPG como o raciocínio lógico dedutivo. (COSMIDES; TOOBY, 1992; RIDLEY, 2000).

O estudo comportamental do medo também sugere a existência de módulos específicos. Modelos científicos, com controles experimentais bastante rigorosos, indicam fortemente que o condicionamento do medo entre macacos *Rhesus* e seres humanos é mais efetivo quando disparado pela visão de uma cobra do que de uma rosa, ou de um cogumelo. Ou seja, aprendemos a ter medo mais facilmente em situações que de fato nos ameaçaram ao longo da história evolutiva (OHMAN; MINEKA, 2001).

Em relação à neurofisiologia do encéfalo, a leitura de qualquer compêndio de anatomia humana indica que comportamentos e funções mentais são realizados por pelo menos duas partes distintas do sistema nervoso: o sistema límbico¹⁰ e o sistema cortical. O primeiro, além de controlar uma série de aspectos de nossa fisiologia, é o centro do controle de emoções como a dor, o medo e a agressão, bem como de comportamentos motivados pela fome e pelo desejo sexual. O córtex cerebral é responsável por nossa capacidade de ler, escrever, falar, lembrar do passado, planejar o futuro, criar, entre outras ações intencionais e conscientes (GIBB, 2007).

A compartimentação funcional do cérebro em módulos também pode ser verificada em pacientes com perdas de massa cerebral, como no caso de Phineas Gage. Gage era um ferroviário, cuja caixa craniana foi vazada de baixo para cima por uma barra de ferro de um metro de comprimento e três centímetros de diâmetro, acarretando uma perda significativa do córtex frontal esquerdo (atrás do olho). Incrivelmente, ele saiu lúcido do acidente e ileso no que concerne a todas as suas funções vitais e sensoriais, com exceção da perda da visão esquerda. Após o acidente, suas habilidades cognitivas não foram afetadas. No entanto, seu comportamento social mudou de forma drástica: a pessoa moderada e colaborativa que ele era deu lugar a um indivíduo caprichoso, vacilante e sem limites no emprego de linguagem obscena (DAMÁSIO, 2004). Sabe-se, hoje, que a região do cérebro perdida por Phineas Gage é a responsável por funções cognitivas e emocionais elaboradas, tais como julgamento, raciocínio e abstração. Ou seja, “o erro de Descartes”, expressão que serve de título ao famoso livro de Damásio, foi separar a razão da emoção. Ao perder, por assim dizer, suas emoções sociais, mesmo preservando sua racionalidade cognitiva, Gage passa a ser uma espécie de idiota emocional. Sua razão não pôde socorrê-lo da tragédia em que se viu: a de ser incapaz de participar do xadrez social das meias verdades e da ocultação de opiniões negativas e desmedidas sobre as outras pessoas, que todos nós, ditos normais, sabemos fazer mais ou menos

¹⁰O sistema límbico aparece já no início da história evolutiva dos primeiros mamíferos e é formado por um conjunto de redes neurais pertencentes ao diencéfalo e ao córtex cerebral. Portanto, a delimitação entre sistema límbico e córtex nem sempre é muito precisa.

bem.

O desenvolvimento de cada uma das regiões cerebrais parece seguir uma programação particular. Especificamente em relação ao córtex frontal, a produção de novas sinapses só se estabiliza completamente aos 17 anos (GIEDD et al., 1999) e sua mielinização só termina próximo aos 30 anos (SOWELL et al., 2003). Tal quadro sugere que a popularmente chamada maturidade, a capacidade de prever o impacto de nossas ações sobre os outros, tem uma base neurofisiológica. Isso não significa que as experiências de vida não sejam componentes absolutamente necessários, embora não suficientes, para o amadurecimento do sistema nervoso (HERCULANO-HOUZEL, 2005).

A modularidade cognitiva mais refinada, prevista por psicólogos evolucionistas, vem sendo descoberta e estudada no nível neural. O estudo de pacientes com danos no sistema límbico sugere que a detecção de trapaceiros e a prevenção de situações envolvendo danos físicos são realizadas por dois circuitos neurais, ou módulos, distintos (STONE et al., 2002). Tal especialização funcional do encéfalo também pode ser detectada em imagens de ressonância magnética (fMRI) para diferentes emoções como a amizade e o amor (BARTELS; ZEKI, 2000) e para o reconhecimento de faces (KANWISHER; YOVEL, 2006).

O estudo neurofisiológico de emoções, como o medo, mostra que os circuitos neurais que ligam o tálamo (responsável pela percepção dos estímulos perigosos) com a amígdala (responsável pela resposta emocional) são mais curtos e independentes das conexões nervosas com o córtex — a parte do cérebro que toma consciência da situação e poderia nos ajudar a controlar o medo. Por isso, conseguimos com algum esforço controlar nossas ações diante do perigo, mas não logramos êxito similar em controlar a sensação de medo (LE DOUX, 1998).

5 Comportamentos comuns e problemas adaptativos

Quais seriam os problemas adaptativos encontrados pelos humanos ao longo de sua história filogenética? São eles da mesma natureza que os encontrados hoje? Afirma-se com frequência que não podemos saber nada sobre o passado que seja relevante para a psicologia, porque mente, linguagem e comportamento não deixam fósseis (GOULD, 2000; BULLER, 2005). Dessa forma, todo o campo da psicologia evolucionista seria tachado de especulação ou conjectura desvairada, de ser meramente uma estorieta (*just-so story*). Na realidade, é possível inferir, baseados em estudos antropológicos de sociedades caçadoras-coletoras e em estudos de primatologia comparada, diversos aspectos dos desafios adaptativos enfrentados por nossos ancestrais, muitos dos quais podem ser úteis como guias de pesquisas psicológicas. Segundo Tooby e Cosmides (2005):

É certo que nossos ancestrais viveram em um mundo em que certos princí-

pios físicos governavam o movimento dos objetos... É igualmente certo que os hominíneos tinham olhos, que olhavam para o que lhes era interessante, e absorviam informação sobre o que estavam olhando, fixando sua atenção no objeto observado... É certo que nossos ancestrais, assim como outros primatas do Velho Mundo, mamaram; tinham dois sexos; escolhiam parceiros reprodutivos; tinham uma visão para cores calibrada às propriedades do espectro da luz solar; compartilhavam seu habitat com felinos predadores, cobras venenosas e aranhas; eram predados; sangravam quando feridos; ficavam incapacitados quando se machucavam; eram vulneráveis a um grande número de parasitas e patógenos; e tinham genes deletérios que os sujeitavam à degeneração genética causada pelo cruzamento com parentes (p. 23-24, tradução nossa).

Tais desafios devem ter, pela seleção natural de circuitos neurais específicos, fixado em nossos antepassados um conjunto de faculdades mentais e comportamentos, configurando uma unidade psíquica para toda a espécie humana. Aqueles incapazes de tomar as decisões mais adequadas às condições ambientais vigentes pereceram mais cedo e/ou tiveram menos chance de se reproduzir.

Essa universalidade de comportamentos prevista pela PE encontra respaldo no trabalho de antropólogos. Estudos transculturais sugerem universais humanos que vão desde a classificação de cores e seres vivos à elaboração de constelações e à fabulação de mitos de origem (BROWN, 1991). Sentimentos relacionados a comportamentos socialmente mais complexos, como o ciúme (BUSS, 2000), o amor romântico¹¹ (JANKOWIAK; FISHER, 1992) e diferenças entre homens e mulheres em relação à escolha de parceiros sexuais (BUSS, 1989; SCHMITT et al., 2003) também têm se mostrado relativamente constantes nas mais diversas culturas humanas. Até mesmo testes de Wason, aplicados normalmente a grupos de estudantes universitários americanos, apresentaram os mesmos resultados quando aplicados a indígenas da Amazônia equatoriana (SUGIYAMA et al., 2002).

A etologia animal comparada também reforça a ideia de que alguns universais humanos teriam sua origem numa história filogenética anterior à da linhagem hominínea. Em espécies filogeneticamente próximas à nossa, a ocorrência de comportamentos típicos de sociedades humanas nos permite supor que esses comportamentos seriam uma homologia, herdada de um ancestral comum. Segundo Wilson (1975), a agressão de machos sobre fêmeas e o cuidado materno prolongado, compartilhados com outros

¹¹ A definição de amor romântico de Jankowiak e Fisher (1992) é a de um sentimento que atrai duas pessoas caracterizado pela erotização, pela idealização do parceiro e por uma expectativa de uma ligação de longo prazo. Os autores usaram a descrição etnográfica e o folclore para identificar a presença de amor romântico em determinado povo. Segundo tais critérios, 88,5 % dos 166 grupos humanos investigados apresentavam amor romântico.

primatas, são exemplos de traços¹² comportamentais homólogos. Por outro lado, se há comportamentos equivalentes encontrados em espécies filogeneticamente distantes, é necessário inferir uma origem independente. De fato, comportamentos elaborados que revelam a existência de cooperação, sinais incipientes de senso de justiça e gratidão entre indivíduos não aparentados têm sido descritos em morcegos hematófagos (DENAULT; MACFARLANE, 1995; WILKINSON, 2001) e macacos capuchinhos do gênero *Cebus* (DE WALL; BERGER, 2000; BROSNAM; DE WALL, 2003), sugerindo que a cooperação pode ter tido origens múltiplas entre mamíferos e que, especificamente, a cooperação humana estaria em parte enraizada no nosso passado primata.

Os primeiros hominíneos bípedes sociais viveram há aproximadamente 5 milhões de anos, enquanto a espécie humana (*Homo sapiens*) surgiu há aproximadamente 200 mil anos (STRINGER; ANDREW, 2005). Além disso, nosso ciclo reprodutivo (o tempo que uma geração leva para chegar à idade reprodutiva) é relativamente longo. Por essa razão, os psicólogos evolucionistas consideram que foi durante o Pleistoceno, entre 1,7 milhão e 10 mil anos atrás, que evoluíram os mecanismos psicológicos característicos de nossa mente.

Entretanto, vivemos hoje num mundo muito diferente daquele enfrentado pelos nossos ancestrais. A agricultura, que levou ao sedentarismo atual, apareceu há apenas 10.000 anos. Esse período de tempo mais recente não teria sido suficiente para que a seleção natural fixasse programas cognitivos dependentes de conteúdo capazes de lidar com problemas adaptativos colocados por esse novo ambiente. Dessa forma, a PE prevê que certos comportamentos, selecionados no ambiente ancestral, possam não favorecer a sobrevivência e a reprodução de seres humanos no ambiente de sociedades agrícolas e industriais.

Portanto, para a PE os mecanismos psicológicos subjacentes aos comportamentos não são necessariamente adaptativos hoje em dia, embora sejam o resultado de processos seletivos em um passado mais ou menos remoto. Parece ser esse o caso de nossa avidez por alimentos gordurosos e calóricos. A mente humana teria sido modelada durante um período de tempo em que alimentos desse tipo eram raros e lamenteadamente banqueteados, quando encontrados. A compulsão por alimentos ricos nesses nutrientes seria garantida por órgãos dos sentidos extremamente eficazes em identificá-los através do cheiro e do paladar, e por programas cognitivos que, ao processarem essas informações, provocam muito prazer. Em um ambiente em que esses alimentos se tornam mais acessíveis (como o dos supermercados e *fast food*), o resultado é uma epidemia de obesidade, sendo difícil convencer a maioria das pessoas de que é necessário limitar a sua ingestão (BURNHAM; PHELAN, 2000). Incidentalmente, em uma sociedade onde o problema é o excesso de comida, as meninas estão entrando na menarca mais cedo, pois a gordura em adolescentes do sexo feminino é um sinal biológico para o corpo, nessa idade, disparar

¹²Nota do Editor: o termo 'traço' está sendo usado como sinônimo de 'característica' neste e nos outros capítulos desta obra.

o processo que leva à primeira menstruação (HERCULANO-HOUZEL, 2005).

6 Diversidade cultural e problemas adaptativos

Psicólogos evolucionistas estão preocupados em investigar os modos de atuação dos programas cognitivos dependentes de conteúdo (módulos) que constituem a mente humana e que favoreceriam nossa sobrevivência e reprodução. Que estímulos disparam os módulos e em que situações? De que maneira eles interagem entre si e com os programas cognitivos de propósito geral (PCPG)? Para os psicólogos evolucionistas, a concepção de uma mente modularizada deve estabelecer novas bases para uma teoria da cultura humana. Portanto, apesar de a PE não se ocupar com uma descrição da diversidade cultural humana, seus seguidores defendem, explicitamente, uma integração conceitual da antropologia com a psicologia e desta com a biologia evolutiva. Cabe ressaltar, no entanto, que essa perspectiva não desconsidera a importância de processos específicos, estudados por cada uma dessas esferas do conhecimento (TOOBY; COSMIDES, 1992, p. 116).

A PE é explícita em sua crítica ao “modelo padrão das Ciências Sociais” (TOOBY; COSMIDES, 1992, p. 31) aplicado ao comportamento e à cultura humana. Resumidamente, esse modelo pressupõe que o comportamento humano seria resultado de uma mente exclusivamente formada por poucos PCPG, responsáveis pela *aprendizagem* a partir das experiências de vida. A cultura, por sua vez, seria um conjunto de hábitos e costumes *transmitidos*, na maioria das vezes entre gerações, cuja diversidade seria explicada pelas diferentes histórias de cada grupo humano. Segundo esse modelo, as diferenças culturais poderiam ser compreendidas sem referência alguma às esferas psicológica e biológica dos indivíduos.

Psicólogos evolucionistas questionam o significado de *aprendizagem* e *transmissão*. Ao contrário do modelo padrão das ciências sociais, em que a aprendizagem tem o papel de explicar o comportamento e a cultura, a PE entende que a aprendizagem é um processo mental que demanda, por sua vez, explicação: por que aprendemos mais facilmente algumas coisas do que outras? Por que nos interessamos em aprender determinados assuntos e não outros?

Segundo a PE, para uma melhor compreensão da diversidade cultural humana deve ser acrescentada a noção de uma cultura evocada (*evoked culture*): à medida que a espécie humana passa a viver em novos ambientes e a construir novos ambientes, seus módulos produzem diferentes respostas (comportamentos) às inúmeras situações ecológicas distintas. As diferenças culturais hoje observadas ao redor do planeta seriam o resultado da expressão dos módulos típicos da espécie, submetidos a condições ecológicas variadas. Da mesma forma, novas situações ecológicas evocariam novas práticas culturais, que seriam então *transmitidas* às gerações seguintes (TOOBY; COSMIDES, 1992).

Esse novo modelo para a diversidade cultural prevê que grupos humanos isolados uns dos outros, mas submetidos às mesmas condições ecológicas, apresentariam o mesmo padrão de comportamento em situações críticas, do ponto de vista da sobrevivência e da reprodução (TOOBY; COSMIDES, 1992). Isso pode ser observado em casos nos quais a disponibilidade de alimento (uma condição ecológica) condiciona a forma como se dá sua distribuição (um dado cultural). Entre os Ache do Paraguai, a caça — um item cuja oferta é muito variável e o sucesso em obtê-la depende, em grande medida, da sorte — é distribuída de maneira igualitária: aqueles que obtiveram sucesso em um dia, distribuem sua caça com os demais membros do bando que porventura tenham ficado de mãos vazias. No entanto, a divisão de alimentos de origem vegetal não segue o mesmo padrão: como sua oferta é muito mais constante, os Ache dividem esses alimentos apenas entre os familiares (KAPLAN; HILL, 1985 apud COSMIDES; TOOBY, 1992). Esse padrão observado entre os Ache — condições ecológicas em que a oferta de alimentos é variável favorecem comportamentos cooperativos e, ao contrário, aquelas condições em que há constância de alimentos favorecem comportamentos excludentes e/ou competitivos —, também é descrito entre os !Kung San, cuja oferta de comida e água é muito variável e entre os //Gana San, cuja agricultura torna a oferta de alimentos mais constante. No caso dos !Kung San, há sanções sociais que reforçam o compartilhamento e desencorajam as demonstrações de arrogância. Já na sociedade dos //Gana San, há acumulação de bens, poligínia e demonstrações de poder (CASHDAN, 1980, apud COSMIDES; TOOBY, 1992).

A variação no investimento parental também se constitui em outro exemplo de cultura evocada. O estudo transcultural de Kanazawa (2006) sugere que as preferências culturais e individuais por filhas ou filhos podem ser explicadas de uma perspectiva adaptacionista. Os dados de Kanazawa são um teste do efeito Trivers-Willard (TRIVERS; WILLARD, 1973): o sucesso reprodutivo dos homens depende de sua riqueza e prestígio social enquanto o sucesso reprodutivo das mulheres está relacionado à sua juventude e aos seus atributos físicos. Se isso for verdade — e os dados transculturais de Buss (1989) indicam que sim —, é de se esperar que os rapazes de classes e sociedades mais abastadas tenham sucesso reprodutivo maior do que suas irmãs e o contrário seja observado em sociedades e classes com nível sócio-econômico mais baixo. Kanazawa se pergunta: que mecanismos psicológicos poderiam ter evoluído de maneira a otimizar o sucesso reprodutivo nessas diferentes condições ecológicas?

Pais em sociedades e classes sociais mais abastadas (grupos dentro de populações) deveriam preferir filhos (conscientemente ou não), enquanto pais em situações, ou em grupos, economicamente desfavoráveis deveriam preferir filhas. Kanazawa confrontou essa teoria com os dados sobre infanticídio das Nações Unidas de 1995 e da Pesquisa Mundial sobre Valores realizada entre 1995 e 1997 (*World Values Survey*) e verificou que a correlação entre preferências individuais e normas culturais que favorecem filhos ou, alternativamente, filhas, de um lado, e situação econômica, de outro, está de acordo

com o previsto pelo efeito Trivers-Willard.

A preferência de fêmeas (mulheres) por machos saudáveis (que possuam genes que conferem resistência a parasitas) constitui-se em uma força evolutiva entre animais (HAMILTON; ZUK, 1982). Machos de espécies, como a dos pavões, que podem investir em ornamentos custosos, estão fazendo propaganda de genes saudáveis. Fêmeas que escolhem machos com os ornamentos em melhor estado estão selecionando os melhores genes para sua prole. Logo, em ambientes onde há maior prevalência de parasitas, seria de se esperar que os mecanismos psicológicos inatos que detectassem diferenças físicas indicadoras de saúde seriam preferencialmente disparados, comparando-se com ambientes onde o número de parasitas é mais baixo. A infestação por parasitas também pode afetar o desempenho de machos em disputas com outros indivíduos do mesmo sexo. Dessa forma, seria esperado que em ambientes de maior infestação as mulheres dessem mais importância ao resultado dessa disputa na hora de escolher parceiros. Como a resistência a parasitas também é geneticamente herdada, uma terceira previsão seria a de que, em ambientes com maior prevalência de parasitas, a escolha de parceiros sexuais fosse mais sensível a escolhas que levassem em conta os genes dos potenciais candidatos. Tais previsões são sustentadas por Gangestad e colaboradores (2006) a partir de uma revisão dos dados de Buss (1989): considerando 37 culturas, a importância dada a aspectos físicos e hereditários na escolha de seus parceiros, tanto por homens quanto por mulheres, aumenta em ambientes onde há maior prevalência de parasitas. Além disso, mulheres em ambientes com maior infestação de parasitas são, pela mesma razão, mais atentas às disputas corporais entre homens.

7 Desdobramentos críticos

As críticas à PE são inúmeras e de natureza diversa. Algumas consideram que as faculdades mentais humanas possam ter se desenvolvido sem que houvesse praticamente alguma mudança na arquitetura mental (por exemplo, GOULD, 2000; BULLER, 2005). Outras, no entanto, criticam determinados aspectos teóricos da PE e propõem uma nova perspectiva para a aquisição evolutiva de faculdades mentais humanas. Por limitações de espaço, optamos por abordar apenas algumas das críticas que têm estimulado o desenvolvimento da PE.

7.1 A mente sedutora

Segundo a corrente da PE que estamos explorando, a mente humana teria se estruturado fundamentalmente pela aquisição, por *seleção natural*, de programas cognitivos especializados capazes de gerar comportamentos que favoreceriam nossa sobrevivência e reprodução. Todavia, muito do que chamamos de realizações culturais humanas, tais como a arte, a religião e o humor não estão diretamente relacionadas com a sobrevivência

e a reprodução. Para a PE fenômenos como esses devem ser compreendidos como comportamentos secundários (*by-products*). Tais facetas do comportamento humano seriam consequência de um novo uso de antigas faculdades mentais previamente selecionadas no ambiente ancestral e destinadas a outras funções (COSMIDES; TOOBY 1997; PINKER 1997) como, por exemplo, liberar certa dose de energia mental represada, bem como lidar com o enigma da morte (MACHERY, 2006). Porém, para a PE, arte e religião não teriam valor adaptativo nos dias de hoje¹³.

Todavia, outra corrente da PE difundida pela obra de Geoffrey Miller — *A mente seletiva* (2001) — considera que a *seleção sexual* seria o principal mecanismo para explicar nossa capacidade criativa expressa nas artes, na religião, nos esportes, no humor, entre outras características tipicamente humanas. A seleção sexual é um processo evolutivo que se constitui a partir de escolhas de parceiros reprodutivos no interior das espécies biológicas. A escolha de parceiros reprodutivos é um processo de suma importância se admitirmos que é pela reprodução sexuada que a maioria das espécies se mantém e os genes são transmitidos às gerações futuras.

Esse processo seletivo foi inicialmente descrito por Darwin em *A origem das espécies*, e mais tarde, desenvolvido em *A origem do homem e a seleção sexual*. Darwin percebeu que em indivíduos de muitas espécies existiam características que em nada contribuíam para sua sobrevivência; pelo contrário, pareciam estorvar a vida, sobretudo no quesito da exposição e fuga de predadores e parasitas. Darwin percebeu, também, que na maioria das espécies em que havia dimorfismo sexual secundário¹⁴, os machos exibiam estruturas ou comportamentos mais extremados (cores mais vistosas, cantos mais melodiosos etc.). Ele argumenta que onde quer que haja tais variações herdáveis entre os machos, e onde quer que haja fêmeas portadoras de sistemas nervosos capazes de perceber essas diferenças, levando-as a acasalar-se preferencialmente com esses machos, essas características se espalhariam rapidamente pela população. Atualmente, este processo de retroalimentação positiva é conhecido como ‘descontrole evolutivo’¹⁵. Darwin não explica por que as fêmeas se dariam ao trabalho de escolher e por que determinadas características muito desenvolvidas seriam vantajosas. O caso é que essas características estão presentes em muitas espécies, de insetos a primatas, passando por moluscos, crustáceos, peixes, anfíbios, répteis, aves e, naturalmente, hominíneos. A explicação que faltou a Darwin começou a ser construída a partir da segunda metade do século XX.

¹³Por essa razão, para os adeptos da PE, a religião e as artes não podem ser consideradas ‘exaptações’. Tais comportamentos seriam vestígios de uma época em que seus mecanismos psicológicos subjacentes cumpriram outra função, assim como o apêndice cecal humano exerceu uma função digestiva no contexto de uma dieta predominantemente herbívora.

¹⁴O dimorfismo sexual secundário consiste em diferenças em estruturas de fêmeas e machos *não* diretamente relacionadas ao ato sexual.

¹⁵Um exemplo desse processo é a seleção sexual que teria originado a cauda do pavão e o canto dos pássaros. A evolução de uma frase melódica típica de uma espécie (nos machos), com toda uma gama de variações, estaria relacionada evolutivamente com um aumento da preferência das fêmeas, ao longo de gerações, por determinadas sintaxes melódicas em detrimento de outras.

Geoffrey Miller sugere que a seleção sexual — e não a natural — seria o processo fundamental envolvido na evolução de comportamentos exclusivos ao *Homo sapiens*. Um ponto crucial para a tese de Miller é que o desempenho nas artes, no esporte e no humor apresenta clara *variação* individual. Ele entende que o crescimento cerebral na linhagem hominínea deve ter surgido, inicialmente, por um processo de descontrole evolutivo e que, posteriormente, as habilidades possibilitadas por esse cérebro, como o humor e a arte, evoluíram por terem sido bons indicadores de aptidão.

Os indicadores de aptidão são estruturas corporais ou comportamentais dependentes da condição física do animal. Uma melhor ou pior capacidade de encontrar alimento e resistir a doenças, por exemplo, pode ser revelada por indicadores de aptidão. O indivíduo que investe mais recursos (nutrientes e energia) em indicadores de aptidão provavelmente possui genes que o tornam mais eficiente em encontrar comida e que lhe permitem combater melhor seus eventuais parasitas. Como um corpo poderia manter estruturas energeticamente custosas, como a cauda do pavão, os chifres dos alces, o canto e a plumagem de certas aves ou um cérebro faminto de glicose se está infestado de parasitas? A maneira de selecionar um parceiro com bons genes, portanto, seria exigir dele um grande desperdício energético como prova de sua maior aptidão física. O processo de seleção sexual teria favorecido estruturas dispendiosas, ou comportamentos elaborados como os esportes e as artes que, aparentemente, não têm um papel relevante na sobrevivência imediata de seus portadores. Mas, se esses custos tornam-se muito altos, o macho exibicionista pode também se tornar seletivo, no sentido de procurar a fêmea que compense melhor seu investimento. Isso implicaria uma seletividade mútua que seria outro aspecto da estratégia reprodutiva humana (ZAHAVI; ZAHAVI, 1997; MILLER, 2001).

Cabe aqui um exemplo que permite diferenciar a explicação da PE, baseada na seleção natural, da que Miller oferece a partir da seleção sexual. A PE entende que as mulheres universalmente preferem homens com alta posição social, bons rendimentos e inteligência, porque esses indivíduos serão os melhores provedores para sua família. Miller, no entanto, defende que essa escolha ocorre porque tais características seriam indicadores da aptidão desses homens: sua melhor constituição genética seria capaz de gerar filhos mais inteligentes e mais bem dotados fisicamente. O fato do desempenho nas artes, no esporte etc. ser variável entre indivíduos reforçaria o argumento a favor da seleção sexual. Segundo Miller, fenótipos codificados por muitos genes, como a estrutura e as funções do cérebro, são excelentes para serem usados como indicadores de aptidão, porque seu bom estado e funcionamento indicariam a boa constituição genética de seu portador. A ontogênese do cérebro é dependente da interação de muitos genes (RAMUS, 2006). A variabilidade acumulada por mutação num conjunto grande de genes é maior, acarretando uma maior variação fenotípica. Uma mutação em um gene envolvido com esse tipo de característica tenderia, em média, a diminuir a aptidão do seu portador. Por outro lado, como sugere o pensamento evolucionista, tais mutações poderiam

levar, em alguns raros eventos, a um aumento da aptidão, caso em que os benefícios de uma inteligência criativa mais pronunciada seriam ainda mais recompensadores. Fenótipos pouco variáveis seriam, na maioria dos casos, produtos da *seleção natural* atuando fortemente sobre características determinadas por poucos genes.

7.2 Fluidez cognitiva

Outra crítica à PE centra-se na extensão da modularidade da mente humana e nas condições ecológicas e evolutivas que, porventura, tenham forçado a aquisição dessa modularidade, ao longo do Pleistoceno, por diferentes espécies da linhagem hominínea.

Segundo Mithen (2002), populações atuais de caçadores-coletores realizam inconscientemente uma fusão entre o mundo natural e o mundo social (por exemplo, animais, plantas e lugares podem ser considerados como parentes). Isso sugere que os múltiplos módulos supostamente encapsulados, defendidos pela PE, não seriam uma boa descrição da arquitetura da mente humana. A nosso ver, Mithen faz essa crítica por, equivocadamente, não discriminar os módulos *informacionalmente* encapsulados de Jerry Fodor dos módulos *funcionalmente* encapsulados preconizados pela PE. Apesar disso, Mithen recorre, com muita propriedade, a estudos do desenvolvimento psicológico infantil e da primatologia para justificar a existência de uma inteligência geral (o equivalente aos PCPG) e de apenas quatro módulos, ou inteligências: a social, a naturalística, a técnica e o módulo de aquisição da linguagem.

A aquisição gradual dessas inteligências pela linhagem hominínea constitui uma segunda linha de raciocínio do trabalho de Mithen. Ele parte do princípio de que os objetos arqueológicos associados às diferentes espécies de hominíneos refletem a capacidade mental que cada uma dessas espécies teria para processar informações sobre o ambiente. Portanto, novidades arqueológicas encontradas ao longo da história evolutiva dos hominíneos estariam refletindo a aquisição dessas novas inteligências e também a conexão (fluidez) entre elas.

Para Mithen, a arquitetura da mente de nossos primeiros ancestrais (entre 6 e 4,5 milhões de anos atrás) teria sido composta por uma inteligência geral e por dois módulos: um para a inteligência social e outro para a inteligência naturalística (reconhecimento de elementos ambientais importantes na vida dos indivíduos tais como presa e predadores, parceiros reprodutivos, recursos naturais etc.). Esses dois módulos, no entanto, estariam apenas fracamente conectados com uma inteligência geral e totalmente desconectados entre si. Ao longo da história evolutiva, os hominíneos foram incorporando outros módulos. Assim, o módulo da inteligência técnica teria aparecido, segundo as evidências arqueológicas, entre os *Homo habilis* há aproximadamente 2 milhões de anos. O período entre 1,8 milhões de anos até 200.000 anos atrás teria sido marcado pelo desenvolvimento dos módulos naturalístico e técnico e pelo surgimento do módulo da linguagem. Mithen tenta mostrar que o módulo da linguagem, provavelmente o último a evoluir,

estaria pouco desenvolvido no *Homo erectus*, crescendo progressivamente entre os *Homo neanderthalensis* e *Homo sapiens arcaico*, conectando-se fracamente com o módulo da inteligência social. Finalmente, nos últimos duzentos mil anos, no *Homo sapiens sapiens*, teriam surgido as conexões entre todos os módulos, e deles com a inteligência geral (o auge da fluidez cognitiva), implicando uma maior capacidade de representação simbólica, típica de produções culturais complexas como a arte e a religião.

Diferentemente de Geoffrey Miller, Steven Mithen não faz referência alguma à seleção sexual. Em contrapartida, Geoffrey Miller é muito impreciso quanto ao momento da história hominínea no qual a arte, a religião e o esporte teriam surgido e quanto às suas bases neurofisiológicas. Entendemos, entretanto, que ambos os modelos podem convergir. Os dados arqueológicos de Mithen apontam a aquisição das artes e religiões em um período especialmente recente da evolução humana. Essas habilidades podem ter evoluído rapidamente como indicadores de aptidão por seleção sexual que, ao contrário da seleção natural, podem acumular diferenças em curtos períodos do tempo evolutivo (MILLER, 2001).

8 Considerações finais

O desenvolvimento da PE nos últimos 25 anos sugere que ela seja um programa de pesquisa em plena expansão (MACHERY, 2006; LALAND; BROWN, 2002). Esse desenvolvimento e o das demais ciências do comportamento de cunho evolutivo — a sociobiologia, a ecologia comportamental, a coevolução gene-cultura e a memética (LALAND; BROWN, 2002) — têm contribuído para superar, de modo convincente, a suposição, outrora dominante, de que a mente humana se constituiria numa tábula rasa, ou seja, de que nascemos sem mecanismo psicológico algum selecionado ao longo da evolução humana. Se assim fosse, que tipo de mente teríamos? Aprenderíamos tudo a partir da experiência; não saberíamos chorar quando nascemos, nem adquirir linguagem durante nossa interação com o mundo social; não saberíamos retribuir um sorriso nem temer o fogo. Teríamos que aprender a amar como aprendemos a jogar xadrez?

É importante frisar que isso não significa que consideremos a PE como uma teoria definitiva sobre a origem e evolução da mente humana. Entendemos que é possível construir hipóteses que integrem os mecanismos psicológicos (módulos), o papel da seleção sexual (MILLER, 2001) e os resultados específicos dos trabalhos de campo de psicólogos e antropólogos sociais e culturais, para construir uma explicação menos fragmentada das inúmeras facetas exclusivas à nossa espécie (como a arte, a religião, a música, o humor, os esportes). As evidências arqueológicas que sustentam o modelo de fluidez cognitiva de Mithen (2002) indicam que a fragmentação em módulos e sua integração não são processos contraditórios.

O avanço da PE certamente exigirá dos pesquisadores dessa área uma melhor compreensão da evolução humana. Segundo a PE, os seres humanos evoluíram durante

o Pleistoceno. Sabemos que nesse período de tempo muitas espécies de hominíneos habitaram a África e que algumas delas, além do *Homo sapiens*, saíram de lá e se espalharam por regiões ecologicamente muito diferentes (STRINGER; ANDREW, 2005). O clima e a vegetação da África também mudaram nesse período. Quais foram as pressões seletivas a que foram submetidas as linhagens hominíneas durante esse largo lapso de tempo? Que adaptações mentais herdamos de nossos ancestrais hominíneos? Uma inteligência de propósito geral teria antecedido, como supõe Mithen, o surgimento de alguns módulos especializados, dependentes de conteúdo? Qual o papel da cultura na evolução da linhagem hominínea?

Aproveitaremos essa oportunidade para desenvolver uma tese que não tem aparecido no ideário da PE. Como o cérebro humano, um órgão ávido por energia, pôde crescer tanto ao longo do Pleistoceno com a dieta predominantemente herbívora de nossos ancestrais? A transição de uma dieta vegetariana para uma alimentação onívora, incluindo porções significativas de carne, foi certamente necessária. Uma dieta mais carnívora teria impellido o *Homo erectus* a ocupar e defender territórios cada vez maiores, de forma a ter acesso aos bandos de mamíferos pastadores, principalmente cervídeos (MITHEN, 2002). É possível que essa mudança tenha sido determinante na saída do *Homo erectus* do continente africano (LEONARD et al., 2003). Entretanto, simplesmente uma dieta onívora *crua* teria sido suficiente para satisfazer as necessidades calóricas, que poderiam chegar a 4.000 quilocalorias diárias, dos homens de neanderthal vivendo em climas frios?

Carne crua exige tempo e energia para que a mastigação separe o tecido muscular das fibras colágenas presentes no tecido conjuntivo associado. Os vegetais crus são menos calóricos do que os cozidos. Segundo Wrangham e Conklin-Brittain (2003), provavelmente nossos ancestrais hominíneos dependeram do fogo para cozinhar carne e vegetais, de forma a torná-los uma fonte de proteínas e calorias mais abundante. Isso significa que o domínio do fogo por humanos pode ter sido fundamental para o crescimento posterior do cérebro. Os indícios dessa aquisição cultural são aceitos sem grandes disputas para datas de até 250.000 anos atrás, mas parece provável que o domínio do fogo possa ter ocorrido entre os *Homo erectus ergaster* há 1,9 milhões de anos (WRANGHAM; CONKLIN-BRITTAİN, 2003). Vale lembrar que essa espécie possui um volume cerebral que varia entre 750 e 1250 cm³, ou seja, cerca de 50 % maior do que o de seu antecessor *H. habilis* e cerca de 50 % menor do que o do *H. sapiens* (LEONARD et al., 2003).

Sendo assim, os primórdios de uma acumulação cultural podem ser anteriores à espécie *Homo sapiens* e podem ter sido decisivos para o incremento de nossas faculdades mentais. Talvez a compreensão do espetacular desenvolvimento social e cultural dos hominíneos, concomitantemente à aquisição de novos mecanismos psicológicos (para lidar com tais situações ecológicas e sociais cada vez mais complexas), precise considerar também o ajuste do cérebro a um corpo composto, do ponto de vista fisiológico, de vários níveis de organização distintos e integrados, por sua vez, produto de processos

seletivos ainda em curso.

O cérebro humano faz parte do corpo humano. Ambos foram esculpidos por processos seletivos em ambientes específicos, a partir de estruturas pré-existentes em nossos ancestrais. O quanto podemos canalizar e modelar as potencialidades desse corpo não é exatamente uma das tarefas da PE. Entretanto, compreender por que agimos, em muitos casos, de acordo com determinados padrões pode contribuir para equacionar, ao menos em parte, conflitos que reconhecemos como naturalmente humanos. Para a psicologia evolucionista nada faz sentido na mente humana exceto à luz desses processos seletivos. Isso não significa que devemos procurar o significado da evolução da mente nos genes. Mas ignorar como os genes selecionados contribuíram e contribuem para as nossas faculdades mentais é perder a oportunidade de equacionar inúmeros problemas tipicamente humanos em enquadramentos que permitam investigações científicas.

Agradecimentos

Agradecemos a Paulo Abrantes, organizador deste livro, pelas inúmeras contribuições críticas e à professora Cristiane Madanêlo pela revisão gramatical.

Referências bibliográficas

BARKOW, J. H.; COSMIDES, L.; TOOBY, J. (Ed.). *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University Press, 1992.

BARTELS, A.; ZEKI, S. The neural basis of romantic love. *Neuroreport*, v. 17, n. 11, p. 3829-3833, Nov. 2000.

BRONSNAN, S. F.; WAAL, F. B. M. de. Monkeys reject unequal payment. *Nature*, v. 425, p. 297-299, Sept. 2003.

BROWN, D. E. *Human universals*. Boston: McGraw-Hill, 1991.

BULLER, D. J. Evolutionary psychology: the emperor's new paradigm. *Trends in Cognitive Sciences*, v. 9, n. 6, p. 277-283, Jun. 2005.

BURNHAM, T.; PHELAN, J. *Mean genes: from sex to money to food, taming our primal instincts*. Cambridge: Perseus, 2000.

BUSS, D. *A paixão perigosa*. Rio de Janeiro: Objetiva, 2000.

BUSS, D. M. Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypothesis tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 12, n. 1, p. 1-14, Mar. 1989.

CASHDAN, E. A. Egalitarianism among hunter-gatherers. *American Anthropologist*, v. 82, 116-120, 1980.

COSMIDES, L.; TOOBY, J. Evolutionary psychology: a primer. University of California Santa Barbara, 1997. Disponível em: <<http://www.psych.ucsb.edu/research/cep/primer.html>>. Acesso em: 16 jul. 2003.

COSMIDES, L.; TOOBY, J. Cognitive adaptations for social exchange. In: BARKOW, J. H.; COSMIDES, L.; TOOBY, J. (Ed.). *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University, 1992. p. 163-228.

CRONIN, H. *A formiga e o pavão*. São Paulo: Papirus, 1995.

DAMÁSIO, A. R. *O erro de Descartes: emoção, razão e cérebro humano*. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.

DAWKINS, R. *The extended phenotype: the gene as the unit of selection*. Oxford: Freeman, 1982.

DAWKINS, R. *The selfish gene*. New York: Oxford University Press, 1976.

DENAULT, L. K.; MCFARLANE, D. Reciprocal altruism between male vampire bats: *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, v. 49, n. 3, p. 855-856, Mar. 1995.

DENNETT, D. C. *A perigosa ideia de Darwin*. Rio de Janeiro: Rocco, 1998.

FALK, R. What is a gene? *Studies in History and Philosophy of Science*, v. 17, n. 2, p. 133-173, Jun. 1986.

GANGESTAD, S. W.; HASELTON, M. G.; BUSS, D. M. Evolutionary foundations of cultural variation: evoked culture and mate preferences. *Psychological Inquiry*, v. 17, n. 2, p. 75-95, Apr. 2006.

GIBB, B. J. *The rough guide to the brain*. London: Rough Guide, 2007.

GIEDD, J. N. et al. Brain development during childhood and adolescence: a longitudinal MRI study. *Nature neuroscience*, v. 2, n. 10, p. 861-863, Oct. 1999.

GOULD, S. J. More things in heaven and earth. In: ROSE, H.; ROSE, S. *Alas, poor Darwin: arguments against evolutionary psychology*. New York: Harmony Books, 2000.

HAGEN, E. H. Controversial issues in evolutionary psychology. In: BUSS, D. *The handbook of evolutionary psychology*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2005.

HAMILTON, W. D.; ZUK, M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, v. 218, n. 4570, p. 384-387, Oct. 1982.

HERCULANO-HOUZEL, S. *O cérebro em transformação*. Rio de Janeiro: Objetiva, 2005.

JANKOWIAK, W. R.; FISCHER, E. F. A cross-cultural perspective on romantic love. *Ethnology*, v. 31, p. 149-155, 1992.

KANAZAWA, S. Where do cultures come from? *Cross-Cultural Research*, v. 40, n. 2, p. 152-176, 2006.

KANWISHER, N.; YOVEL, G. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 361, n. 1476, p. 2109-2128, Dec. 2006.

KAPLAN, H.; HILL, K. Hunting ability and reproductive success among male ache foragers: preliminary results. *Current Anthropology*, v. 26, n. 1, p. 131-133, Feb. 1985.

KELLER, E. F. *O século do gene*. Belo Horizonte: Crisálida, 2002.

KREBS, D. L. Fictions and facts about evolutionary approaches to human behavior: comment on Lickliter and Honeycutt (2003). *Psychological Bulletin*, v. 129, n. 6, p. 842-847, Nov. 2003.

LALAND, K. N.; BROWN, G. R. *Sense and nonsense: evolutionary perspectives on human behaviour*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

LEAKEY, R. E. *A origem da espécie humana*. Rio de Janeiro: Rocco, 1995.

LEDOUX, J. E. *O cérebro emocional: os misteriosos alicerces da vida emocional*. Rio de Janeiro: Objetiva, 1998.

LEONARD, W. R. et al. Metabolic correlates of hominid brain evolution. *Comparative Biochemistry and Physiology: part A, molecular & integrative physiology*, v. 136, n. 1, p. 5-15, Sept. 2003.

LICKLITER, R.; HONEYCUTT, H. Developmental dynamics: toward a biologically plausible evolutionary psychology. *Psychological Bulletin*, v. 129, n. 6, p. 819-835, Nov. 2003.

MACHERY, E. Discovery and confirmation in evolutionary psychology. In: PRINZ, J. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of psychology*. Disponível em: http://www.pitt.edu/~machery/papers/Discovery_and_Confirmation_in_Evolutionary_Psychology_FINAL.pdf. Acesso em: 12 mar. 2009.

MILLER, G. F. *A mente seletiva: como a escolha sexual influenciou a evolução da natureza humana*. Rio de Janeiro: Campus, 2001.

MITHEN, S. *A pré-história da mente: uma busca das origens da arte, da religião e da ciência*. São Paulo: UNESP, 2002.

OHMAN, A.; MINEKA, S. Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological Review*, v. 108, n. 3, p. 483-522, Jul. 2001.

PINKER, S. *Como a mente funciona*. São Paulo: Companhia das Letras, 1997.

- PINKER, S. *Tábula rasa: a negação contemporânea da natureza humana*. São Paulo: Companhia das Letras, 2004.
- RAMUS, F. Genes, brain, and cognition: a roadmap for the cognitive scientist. *Cognition*, v. 101, n. 2, p. 247-269, Sept. 2006.
- RIDLEY, M. *Nature via nurture: genes, experience & what makes us human*. Nova York: HarperCollins, 2003.
- RIDLEY, M. *Origens da virtude: um estudo biológico da solidariedade*. Rio de Janeiro: Record, 2000.
- SCHMITT, D. P. et al. Universal sex differences in the desire for sexual variety: tests from 52 nations, 6 continents, and 13 islands. *Journal of Personality and Social Psychology*, v. 85, n. 1, p. 85-104, Jul. 2003.
- SOWELL, E. R. et al. Mapping cortical change across the human life span. *Nature Neuroscience*, v. 6, n. 3, p. 309-315, Mar. 2003.
- STONE, V. et al. Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 99, n. 17, p. 11531-11536, Aug. 2002.
- STRINGER, C.; ANDREW, P. *The complete world of human evolution*. London: Thames & Hudson, 2005.
- SUGIYAMA, L. S.; TOOBY, J.; COSMIDES, L. Cross-cultural evidence of cognitive adaptations for social exchange among the Shiwiar of Ecuadorian Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 99, n. 17, p. 11537-11542, Aug. 2002.
- TOOBY, J.; COSMIDES, L. Conceptual foundations of evolutionary psychology. In: BUSS, D. *The handbook of evolutionary psychology*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2005.
- TOOBY, J.; COSMIDES, L. The psychological foundations of culture. In: BARKOW, J. H.; TOOBY, J.; COSMIDES, L. (Ed.). *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University, 1992. p. 19-136.
- TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, v. 46, n. 1, p. 35-57, Mar. 1971.
- TRIVERS, R. L.; Willard, D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, v. 179, n. 68, p. 90-92, Jan. 1973.
- WAAL, F. B. M. de; BERGER, M. L. Payment for labor in monkeys. *Nature*, v. 404, p. 563, Apr. 2000.

WAIZBORT, R.; SOLHA, G. C. Os genes interrompidos: o impacto da descoberta dos íntrons sobre a definição de gene molecular clássico. *Revista da Sociedade Brasileira de História da Ciência*, v. 5, n. 1, p. 63-82, jan./jul. 2007.

WILKINSON, J. Bat blood donors: feeding and sharing in vampire bat colonies. In: MACDONALD, D. (Ed.). *The new encyclopedia of mammals*. Oxford: Oxford University Press, 2001. p. 766-767.

WILSON, E. O. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1975.

WRANGHAM, R.; CONKLIN-BRITTAIN, N. Cooking as a biological trait. *Comparative Biochemistry and Physiology: part A. molecular & integrative physiology*, v. 136, n. 1, p. 35-46, Sept. 2003.

ZAHAVI, A.; ZAHAVI, A. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. New York: Oxford University Press, 1997.

EVOLUÇÃO HUMANA: A TEORIA DA DUPLA HERANÇA

Paulo C. Abrantes & Fábio Portela L. Almeida

Na atualidade, há várias abordagens que aplicam modelos emprestados à biologia ao estudo do comportamento humano e sua evolução (ver Introdução a esta coletânea). Elas têm diferentes pressupostos a respeito da relação entre genes, desenvolvimento (incluindo a aprendizagem), ambiente e cultura. Essas abordagens também divergem com respeito ao reconhecimento das especificidades da evolução humana, se comparada a de outras espécies, incluindo aquelas filogeneticamente mais próximas de nós.¹

As ideias de continuidade filogenética, ancestralidade comum e gradualismo estão estreitamente associadas ao darwinismo. Richerson e Boyd, os principais articuladores da teoria da dupla herança (genética e cultural), assumem um claro compromisso com elas: as características particulares humanas são *derivadas*, ou seja, filéticas, próprias a uma linhagem (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 103, 108). Isso não significa apostar em qualquer ruptura misteriosa com respeito aos outros animais.

Richerson e Boyd partem das diferenças entre as características atuais da espécie humana em comparação com outras espécies — evidentes ao senso comum e que são pressupostas tanto pela filosofia como pelas ciências sociais.² Levando essas diferenças a sério na construção de cenários para a evolução da nossa espécie, Richerson e Boyd propõem-se a construir uma teoria “enraizada na melhor ciência social” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 60).

Há bastante consenso a respeito do papel que desempenham fatores culturais na explicação do comportamento humano. Os grupos humanos apresentam, efetivamente, uma excepcional plasticidade comportamental, quando comparados a outros animais,

¹ A tese de que há características que são espécie-específicas, ou seja, particulares a determinadas espécies, nada tem de anti-darwinista (DUPRÉ, 2005, p. 67).

² Para uma discussão de várias abordagens da evolução humana comprometidas, em especial, com a psicologia de senso comum, ver Abrantes (2006, 2010).

incluindo os primatas. Uma hipótese que ocorre imediatamente para explicar essa plasticidade é o fato de que existe uma diversidade cultural imensa, apoiada na transmissão de informações culturais de indivíduo para indivíduo (horizontalmente) e de geração para geração (vertical ou obliquamente). Os genes e o ambiente poderiam também ser invocados como causas exclusivas da plasticidade comportamental humana, como querem os sociobiólogos, os psicólogos evolucionistas e os ecólogos comportamentais. Veremos que Richerson e Boyd não aceitam, contudo, que tais explicações sejam suficientes.³

Não se pode, por outro lado, questionar que haja *acumulação* cultural em nossa linhagem e que, se em algum grau existe em outras, trata-se de um fenômeno raro e limitado. O fato de possuímos uma cultura sofisticada, resultado de um processo cumulativo, é uma anomalia. Em outras espécies animais, há exemplos de culturas (em um sentido a ser claramente definido), mas elas não sofrem incrementos cumulativos ao longo das gerações (um fenômeno descrito por Tomasello como 'efeito catraca', *ratchet effect*). Há tentativas de explicar essa anomalia em termos de condições psicológicas especiais requeridas para que surja um novo sistema de herança e, conseqüentemente, possa dar-se a acumulação cultural.

A partir do momento em que passou a ocorrer a acumulação de cultura, esta desempenhou um papel central em moldar a arquitetura das nossas mentes — ou, como preferem alguns, a organização dos nossos cérebros —, de modo a que se tornassem “especializados em assimilar, armazenar e utilizar informação cultural” (LALAND; BROWN, 2002, p. 243). Desse modo, a cultura cumulativa teria mudado, a partir de um certo ponto, o cenário da evolução na linhagem hominídea, com impacto sobretudo na nossa psicologia social. A teoria da dupla herança trabalha, justamente, com essa hipótese.

1 Causas próximas e causas últimas do comportamento humano

O grande etólogo Tinbergen explicitou quatro questões que podem ser formuladas a respeito de um padrão comportamental, dizendo respeito a:

- 1) seus mecanismos próximos (fisiológicos etc.);
- 2) seu desenvolvimento (ontogênese);
- 3) sua função (ou valor de sobrevivência);
- 4) sua evolução (filogênese).

A questão (1) remete às causas próximas do comportamento e a questão (4) alude às suas causas últimas (fazendo uso da terminologia estabelecida por Mayr).

³ Richerson e Boyd restringem o significado de *ambiente* ao ambiente físico. Acompanharemos os autores nesse uso, e sempre que outro tipo de ambiente (e.g. o ambiente social) estiver envolvido, o termo será adjetivado.

Aplicando essa matriz ao comportamento humano, há bases para se defender, como fizemos acima, que a cultura é uma causa *próxima* do comportamento, mediatizada pela nossa psicologia, cujos vieses (tendências ou propensões) condicionariam a assimilação e transmissão de variantes culturais. Nesse caso, a nossa psicologia poderia, então, ser considerada a causa *última* da plasticidade comportamental que nos caracteriza.

Richerson e Boyd não aceitam, contudo, a simplicidade dessa cadeia causal — que estabelece a nossa psicologia como causa *última* do comportamento e a cultura como somente uma causa *próxima*. Eles defendem uma tese menos convencional: a cultura seria *também* uma causa *última* do que nos tornou humanos, ao lado da psicologia e interagindo com esta *última*. Veremos que essa tese possui sérias implicações para um entendimento da evolução humana e de suas especificidades. Não faria sentido, nesse caso, reduzir a cultura à genética ou supor, como propõem aqueles que adotam a perspectiva da sociobiologia, que a cultura está controlada em *última* instância pelos genes.

A evolução cultural teria afetado de modo constitutivo as nossas disposições psicológicas sendo, ao lado destas, uma causa *última* da condição humana. Em outras palavras, as mentes que assimilam, criam e transmitem variantes culturais também foram moldadas pela dinâmica com que se propagaram tais variantes nas populações humanas! A tese central dos autores é que “... através do longo curso evolutivo, a cultura moldou a nossa psicologia inata tanto como no sentido inverso” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 4).

Contudo, a direção causal que vai da cultura para o que nos faz humanos é menos óbvia e vamos, nas próximas seções, esmiuçá-la.

2 Cultura e aprendizagem social

Em muitas espécies, não se pode restringir o conhecimento adquirido à dimensão de uma aprendizagem, digamos, clássica, envolvendo somente as relações do indivíduo com o ambiente físico, sem levar em conta as relações do indivíduo com os outros membros do grupo em que vive. E o que se adquire por esta *última* via é, justamente, uma cultura.

Para avançarmos, é importante partir de uma definição, mesmo que provisória, de *cultura*, dentre as dezenas já formuladas.⁴ Richerson e Boyd propõem a seguinte:

A cultura é informação capaz de afetar o comportamento dos indivíduos e que eles adquirem de outros membros da sua espécie através do ensino, da imitação, e de outras formas de transmissão social (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 5).

⁴ *Cultura* deve ser visto como um termo teórico, ou seja, um termo que adquire significado no interior de uma teoria. No contexto deste capítulo, uma definição de cultura deve servir, fundamentalmente, ao tratamento da evolução humana no âmbito da teoria da dupla herança.

A informação cultural é armazenada basicamente em cérebros, embora possa também ser codificada em objetos materiais, como artefatos. Vários elementos dessa definição merecem ser destacados. O primeiro deles é que a existência de cultura pressupõe a transmissão social de informação. Contudo, veremos que há diferentes modalidades de transmissão social (e, logo, de aprendizagem afetada pela atividade dos outros em um meio social). O comportamento, em muitas espécies animais, é afetado por algumas dessas modalidades de transmissão, mas não por outras. O que não impede que preencham, nessa medida, as condições necessárias para terem cultura, segundo a definição proposta.

O que parece distinguir a espécie humana (mesmo se comparada aos grandes símios: chimpanzés, gorilas e orangotangos) é a sua capacidade especial para *acumular* cultura que, por sua vez, depende de uma capacidade especial para a aprendizagem social por imitação. Há, seguramente, imitação em outras espécies, mas nós, humanos, temos uma capacidade extraordinária para adquirir informação por essa via.

Para avançarmos nessa discussão é preciso, portanto, enfrentar um problema conceitual: distinguir diferentes modalidades de transmissão social da informação (de aprendizagem socialmente mediada). Faremos isso de modo bastante breve, antes de prosseguirmos. A literatura especializada distingue, pelo menos, as seguintes modalidades:

1. intensificação local (*local enhancement*): na qual a atividade em um local é favorecida pela presença de um outro indivíduo (e.g. os filhotes seguem os pais a um local onde têm a oportunidade de entrar em contato com determinados objetos e, por esse simples fato, têm maior probabilidade em adotar um comportamento parecido com o dos seus pais);
2. intensificação (ou promoção) de estímulo (*stimulus enhancement*), na qual um estímulo é tornado saliente pela atividade dos outros (e.g. um pássaro passa também a abrir frascos de leite porque a existência de tais frascos se tornou saliente pela atividade de um outro pássaro que aprendera, individualmente, a abri-los para se alimentar);
3. imitação verdadeira, ou fidedigna.⁵

Importa notar que as duas primeiras modalidades de aprendizagem social⁶ não configuram uma aprendizagem por observação. Em particular, não envolvem imitação! Se um indivíduo inventa algo novo, o seu comportamento inovador não se propaga

⁵ Richerson & Boyd (2005, p. 108).

⁶ Chamaremos, neste texto, todas essas modalidades de aprendizagem individual socialmente mediada (uma vez que em todas elas há transmissão de informação pelo contato social) como modalidades de *aprendizagem social*, embora se possa argumentar que somente a imitação configura uma genuína aprendizagem social já que o indivíduo aprende, neste último caso, observando o comportamento do outro, e não só por tentativa e erro ou outros tipos de condicionamento.

rapidamente, já que cada qual tem que aprendê-lo por conta própria, embora afetado pela atividade do outro. A terceira modalidade seria a que, efetivamente, possibilita a acumulação cultural.

A questão a respeito de haver imitação em outras espécies animais, em especial entre os grande símios, é controversa e não haveria espaço, aqui, para nos determos na prolífica literatura que apresenta e interpreta as evidências disponíveis. Um caso muito discutido é o de uma população de macacos japoneses que aprenderam a lavar batatas. Esse comportamento não ocorre em outras populações da mesma espécie, mesmo as que vivem em ambientes similares. Richerson e Boyd acompanham outros primatólogos (CHENEY; SEYFARTH, 2007, p. 186) que veem aí não um caso de imitação (ou seja, de aprendizagem observacional), mas de aprendizagem individual com *facilitação social*, ou seja, associada a outra modalidade de aprendizagem social.

Se há imitação fidedigna em outros primatas é uma questão empírica e novas evidências podem apontar uma direção totalmente diferente da que trilhamos aqui. As evidências no campo e em laboratório admitem, além disso, várias interpretações, o que dificulta que a comunidade científica alcance consenso a esse respeito.

A imitação fidedigna tem uma base psicológica: a capacidade para uma *teoria da mente* (que abreviaremos por ToM).⁷ Para Richerson e Boyd, essa capacidade psicológica possui uma base genética. Logo, nós teríamos uma capacidade inata que nos habilita a aprender por imitação, ou seja, observando o comportamento dos outros membros do grupo. Essa capacidade para aprender socialmente se soma às capacidades psicológicas, que compartilhamos com outros animais (particularmente com os primatas), para aprender individualmente (por condicionamento pavloviano, por tentativa e erro, etc.). A capacidade para assimilar e transmitir cultura estaria, portanto, enraizada na nossa psicologia.

Uma vez obtida a capacidade para imitar fidedignamente e, portanto, de acumular cultura (isso teria ocorrido, em algum momento, ao longo do Pleistoceno), esta acumulação afetou, por retroalimentação, a nossa psicologia, criando pressões seletivas para desenvolvermos melhores capacidades de assimilar e transmitir cultura, bem como novos instintos. Nesse caso, a cultura não seria somente a causa próxima do comportamento humano (explicando as diferenças comportamentais entre indivíduos e grupos) mas, também, e sobretudo, a causa última da nossa psicologia. Se admitirmos ambas as teses, a famigerada dicotomia natureza/cultura está comprometida, para não dizer definitivamente enterrada.

⁷ A expressão 'teoria da mente' é, a nosso ver, bastante ambígua, mas a adotamos aqui por fidelidade aos autores. Ver, porém, as notas 12 e 13 deste capítulo.

3 A evolução da aprendizagem social

Retornando à definição de cultura proposta por Richerson e Boyd, devemos notar que ela admite, claramente, a existência de cultura em várias espécies. O que distingue a linhagem homínida, inclusive das linhagens dos grandes símios, não seria, portanto, a cultura, mas sim a *acumulação* cultural possibilitada pela imitação fidedigna. Isso teria imprimido uma trajetória evolutiva particular à nossa linhagem. O que não implica, contudo, recair numa problemática e surrada dicotomia natureza/cultura; tampouco impede a aplicação ao caso humano de conceitos e modelos consagrados pelo darwinismo. Em particular, não impede que o pensamento populacional seja aplicado à cultura, como pretendem Richerson e Boyd.

Antes de discutirmos as bases psicológicas da imitação e em que contexto poderiam ter evoluído, é preciso colocar a questão mais ampla: por que a aprendizagem social teria surgido?

A cultura foi adaptativa para várias espécies, em especial para os primatas, porque a aprendizagem social mostrou-se mais adequada, nos ambientes em que viviam, do que a mera aprendizagem individual (claro, sem eliminar a importância desta última modalidade). As capacidades cognitivas envolvidas na aprendizagem social pressupõem cérebros maiores e, portanto, mais consumo de energia, que poderia estar sendo usada para outros fins, que não o processamento de informação socialmente mediada. Isso significa que se a cultura não tivesse sido adaptativa, as suas precondições cognitivas não teriam evoluído. Aqui revela-se o claro compromisso de Richerson e Boyd com o adaptacionismo, a despeito das críticas feitas pelos construcionistas a essa postura.⁸

A tese da complexidade ambiental, formulada por Godfrey-Smith (1998), dita que a *função* básica de mentes é lidar com a complexidade ambiental. Devemos distinguir a complexidade do ambiente físico e a complexidade do ambiente social. Vamos nos restringir, nesta seção, ao ambiente físico. Em que tipos de ambientes a aprendizagem social seria adaptativa?

Comportamentos *inatos* são favorecidos por ambientes muito estáveis (pouco complexos...). A plasticidade fenotípica possibilitada pela aprendizagem *individual* é favorecida, no extremo oposto, por ambientes muito instáveis.

Há uma correlação clara entre instabilidade climática e aumento do cérebro em diferentes linhagens, particularmente entre os mamíferos. Essa instabilidade exerceu pressão seletiva a favor de habilidades para a aprendizagem. Em primatas, habilidades para a aprendizagem *social* são favorecidas em condições intermediárias de instabilidade

⁸ É bem conhecida a crítica que Lewontin e outros fizeram ao adaptacionismo, apontando o fato de que muitos organismos respondem aos problemas adaptativos que enfrentam, transformando, de modo ativo, o seu ambiente, uma posição conhecida como construcionismo (*constructivism*; GOULD; LEWONTIN, 1995; LEWONTIN, 2002; ABRANTES, 2006). Não é muito claro para nós em que medida Richerson e Boyd admitem alguma dose de construcionismo em sua teoria. Ver, a esse respeito, Richerson & Boyd (2005, p. 276, nota 4).

climática, como as que vigiam nos últimos dois milhões de anos, até o início do Holoceno. Previsões com base em modelos simples também sugerem fortes pressões seletivas favorecendo, nessas condições, a evolução da aprendizagem *social* por imitação.

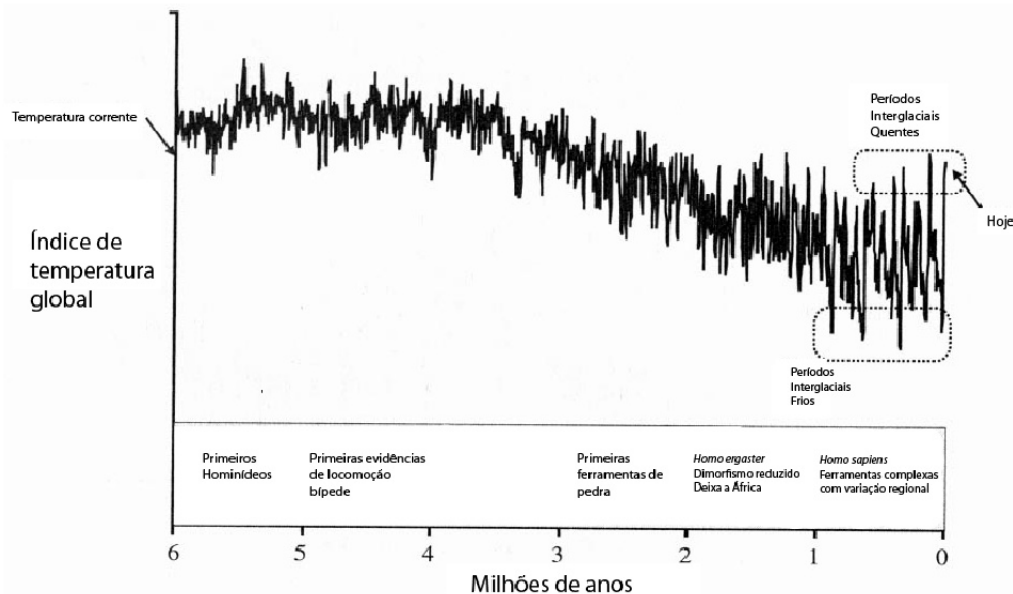


Figura 1: Variações na temperatura global nos últimos 6 milhões de anos, tendo como pano de fundo alguns marcos cruciais na evolução dos hominídeos. O período no qual as variações de temperatura adquirem maior amplitude e ocorrem mais rapidamente coincide com um indicador de que a cultura passa a ser cumulativa (e das capacidades cognitivas necessárias para tal), a saber, a fabricação de instrumentos complexos e diversificados segundo a região onde vivem os grupos de *Homo sapiens*. Fonte: (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 133)

O custo energético da capacidade para aprender por imitação (que requer mais tecido cerebral) teria sido compensado pela disponibilidade de maior variedade de soluções para problemas adaptativos, passíveis de serem encontradas, de modo relativamente rápido, por aprendizagem observacional. O termo de comparação é o tempo necessário para adquirir um comportamento adaptativo por aprendizagem individual ou, no outro extremo, para que esse comportamento se torne inato, evoluindo pelo lentíssimo processo clássico de seleção natural (que envolve, exclusivamente, a herança genética). No caso particular da capacidade de aprendizagem social *por imitação*, que possibilita a herança cultural, dado o seu alto custo, ela não poderia ter evoluído se não fosse vantajosa para quem a possui.

Richerson e Boyd propõem uma reconstrução histórica de caráter adaptacionista, que consideram plausível e que dá sustentação à tese de que a aprendizagem por imitação permite a adaptação rápida a uma pluralidade de ambientes (no espaço e no tempo).⁹ Vamos detalhar, a seguir, essa reconstrução e os problemas que suscita.

⁹ Boyd e Richerson chamam, sugestivamente, tais reconstruções plausíveis de *why-maybe accounts*.

4 A evolução da imitação

A abordagem de dupla herança distingue-se, metodologicamente, pelo uso sistemático da modelagem matemática para quantificar e avaliar a participação de diversos fatores na evolução humana. O tópico desta seção permite ilustrar o emprego que é feito desse recurso metodológico, mesmo que a nossa discussão se mantenha fundamentalmente qualitativa.

Modelos simples, elaborados por Boyd e Richerson em 1989, mostram que, dadas certas condições ambientais, a aprendizagem social por *imitação* tem vantagens adaptativas, já que possibilita uma economia dos custos associados à aprendizagem *individual*.¹⁰ O custo da aprendizagem individual inclui o risco de se errar, ou seja, de não se adotar o comportamento adaptativo porque as condições são pouco favoráveis para se obter a informação necessária (dadas certas limitações de tempo, por exemplo).

Os imitadores são, contudo, sempre mais aptos? Rogers (1988) desenvolveu um modelo cujos resultados estão em conflito com as previsões, que pareciam bastante intuitivas, dos primeiros modelos desenvolvidos por Boyd e Richerson: a imitação *não* aumenta a aptidão média da população como um todo! Em 1995, estes últimos reconheceram a robustez desse resultado (BOYD; RICHERSON, 2005, cap. 2), após manipularem, de várias formas, os parâmetros do modelo proposto inicialmente por Rogers.

Quando a maior parte da população é composta por aprendizes individuais, os imitadores são mais aptos, pois não assumem os custos da aprendizagem individual. Entretanto, quando o número de imitadores cresce na população, a sua aptidão decresce proporcionalmente. Isso ocorre porque, com um maior número de imitadores, aumenta-se a probabilidade de comportamentos mal-adaptativos serem difundidos, caso as circunstâncias ambientais se modifiquem. Isso gera uma pressão seletiva favorável aos aprendizes individuais. Uma eventual estabilização das circunstâncias ambientais, por sua vez, inverte as pressões seletivas, favorecendo os imitadores, que passam a adotar um comportamento adaptado ao novo ambiente, com um custo energético menor.

No equilíbrio, a população terá uma mistura de imitadores e de aprendizes individuais. Se a aptidão dos últimos é pressuposta constante, a aptidão média da população como um todo não será maior do que a composta exclusivamente por aprendizes individuais (ver fig. 2).

Esse resultado incômodo, por ser anti-intuitivo, pode ser evitado concebendo-se cenários nos quais aprendizes individuais possam ter a sua aptidão aumentada pela

¹⁰O artigo relevante tem por título "Social learning as an adaptation" e foi republicado como o cap. 1 da coletânea Boyd & Richerson (2005). Alguns parâmetros contemplados nesses modelos incluem: o grau de variabilidade do ambiente; regras aplicadas pelo indivíduo ao aprender socialmente (que comportamentos imitar e a quem?); combinações ótimas de aprendizagem individual e social na população; custos tanto da aprendizagem individual quanto social, entre outros fatores.

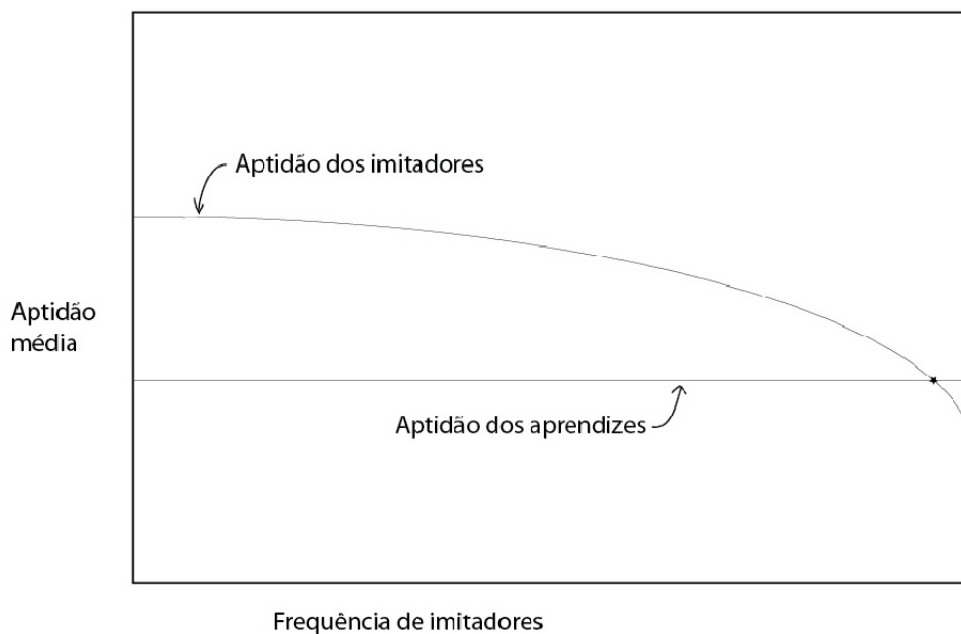


Figura 2: A aptidão média de aprendizes individuais e imitadores em função da proporção de imitadores na população. À medida que o número de imitadores aumenta, sua aptidão cai gradativamente e, no equilíbrio, a aptidão média da população é a mesma de uma população que só possui aprendizes individuais. Esses modelos pressupõem que a aptidão dos aprendizes individuais é constante, não sendo afetada pela presença de imitadores. Fonte: (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 37)

presença de imitadores na população. Há, efetivamente, duas situações em que isso ocorre (ver fig. 3):

1. Todos tornam-se mais seletivos: um indivíduo pode aprender sozinho ou, alternativamente, imitar. Em cada circunstância ambiental, ele decide a respeito da melhor opção, tendo em vista a sua relação custo/benefício.
2. A imitação, por possibilitar uma cultura cumulativa, torna disponível habilidades complexas, aperfeiçoadas ao longo de várias gerações e passíveis de serem aprendidas socialmente (e.g. por meio do ensino). Essas habilidades complexas dificilmente podem ser aprendidas individualmente (e.g. por tentativa e erro) no lapso de uma vida.

Se a modelagem de situações como essas permite contornar os problemas colocados pelo modelo de Rogers ressurgem, entretanto, a questão que já se colocava no confronto entre as implicações dos primeiros modelos e as evidências empíricas: se a aprendizagem social por imitação (e a cultura cumulativa que possibilita) é tão vantajosa, por que não evoluiu nas linhagens de outros primatas, submetidos às mesmas condições de instabilidade climática vigentes, sobretudo, nos últimos dois milhões de anos?

Primatas não humanos possuem, efetivamente, várias das adaptações necessárias para a cultura: volume do cérebro, habilidades sociais, adaptações visuais e destreza

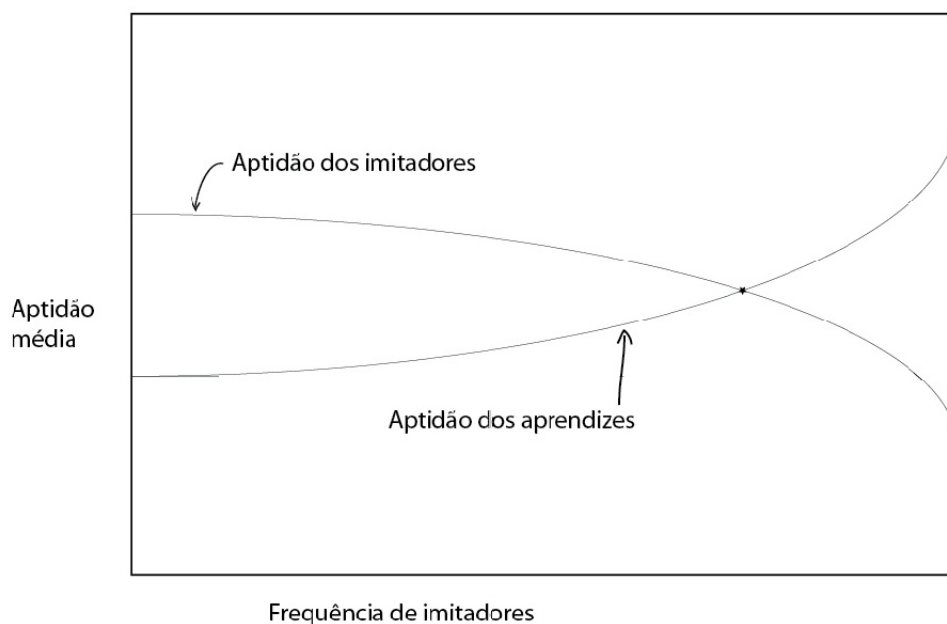


Figura 3: Se a presença de imitadores reduz os custos, aumenta a acurácia da aprendizagem individual ou expande as suas possibilidades, a aptidão média da população como um todo aumenta. Fonte: (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 39)

manual (para lidar com instrumentos, sobretudo). Por outro lado, há indiscutivelmente evidências de algumas modalidades de aprendizagem social em primatas.¹¹

Não há, contudo, evidências cabais de que haja *imitação verdadeira* (fidedigna) mesmo em chimpanzés. De toda forma, os macacos (*monkeys*) e os grandes símios, espécies filogeneticamente próximas a nós, servem-se pouco da aprendizagem social.

Por que a cultura cumulativa é tão rara? Por que apenas a espécie humana teria evoluído essa adaptação? De que modo isso foi possível a partir de um certo ponto da evolução na linhagem homínídea? Qual teria sido a barreira cognitiva que impediu que, em outras linhagens, se desencadeasse uma acumulação cultural na escala em que ocorre em humanos? Por que a seleção natural não teria conduzido a cultura rudimentar que várias espécies certamente possuem ao patamar da cultura humana? Richerson e Boyd chamam a esse conjunto de enigmas o “dilema do adaptacionista” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 100).

Tal dilema sugere que a imitação, enquanto requisito *sine qua non* para a acumulação cultural, deve envolver custos psicológicos não computados nos primeiros modelos (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 409). Veremos que tais custos remetem a uma discussão que, inicialmente, estava restrita à comunidade de filósofos.

¹¹ Outras espécies animais, como os pássaros, também são capazes de aprender socialmente. No contexto da presente discussão, essas evidências não são muito relevantes, pois estamos voltados para as trajetórias evolutivas trilhadas a partir do(s) ancestral(ais) que temos em comum com os grandes símios.

4.1 Teoria da mente e imitação

A conjectura que exploraremos a seguir é de que a imitação (ou seja, a aprendizagem observacional e a nova modalidade de herança que possibilita), requer uma capacidade psicológica especial para atribuir estados mentais ao outro. O modo como essa capacidade é descrita varia bastante na literatura: capacidade para representar outras mentes (para metarepresentar), para a leitura de mentes (*mindreading*) ou para uma teoria da mente.¹²

A controvérsia em torno da existência de imitação fidedigna (ou verdadeira) em outros primatas é recolocada em termos psicológicos: se têm ou não uma capacidade para metarepresentar.¹³ É importante assinalar que essa capacidade não está necessariamente vinculada a qualquer concepção de inteligência de propósito geral (*general-purpose*), no sentido de um conjunto de habilidades para resolver problemas de diferentes tipos colocados seja pelo ambiente físico, seja pelo social:

... a aprendizagem social humana não é um subproduto de capacidades para a sociabilidade e para a aprendizagem individual, mas requer mecanismos mentais de propósito especial (*special-purpose*) (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 100, 109; ênfase minha).

Nessa passagem, Richerson e Boyd parecem comprometer-se com a tese de que há um módulo para a ToM, defendida pelos psicólogos evolucionistas.¹⁴ A existência desse módulo implica em um custo energético adicional, que não estava sendo levado em conta nos primeiros modelos.

Embora uma cultura cumulativa aumente, indiscutivelmente, a adaptabilidade, das certas condições de variabilidade ambiental, os novos modelos que incorporam esse custo de um módulo para a ToM revelam um impasse: a capacidade para imitar só

¹²A discussão em torno da capacidade de representar outras mentes (de metarepresentá-las) esteve praticamente restrita, na década de 50 do século passado e entrando pelas décadas seguintes, ao meio filosófico. Ela se colocava na esteira do tradicional problema das outras mentes (um dos problemas centrais da filosofia da mente, ao lado do problema mente-corpo). No contexto deste trabalho, a modalidade de metarepresentação que nos interessa é, portanto, a metapsicológica.

¹³A despeito dos esforços de muitos experimentadores, começando por Premack e Woodruff, a interpretação das evidências empíricas em grandes símios mantém-se controversa e inconclusiva (ver PREMACK, 1988). A tese mais cautelosa que se pode acatar atualmente é de que a capacidade para metarepresentar nos distingue de outros animais, inclusive dos grandes símios. Uma boa porta de entrada para a literatura em primatologia a respeito da existência de capacidades de metarepresentação em outros animais é o livro de Cheney & Seyfarth (2007). Tampouco nos deteremos aqui na questão da ontogenia (desenvolvimento) dessa capacidade em humanos. O teste da falsa crença (fundado na tese de que a posse, pelo indivíduo, do conceito de crença pressupõe a sua capacidade de atribuir uma crença falsa a alguém) foi proposto, independentemente, por Dennett, Bennett e Harman em 1978. Outra questão, relacionada a esta, é a da implementação neurológica da capacidade para a leitura de mentes e seus antecedentes filogenéticos (que remete às evidências empíricas relativas aos chamados 'neurônios espelhos').

¹⁴Os psicólogos evolucionistas defendem que a mente humana é modular em grande escala. Richerson e Boyd não defendem nada tão abrangente a respeito da arquitetura da mente humana, embora sejam receptivos à hipótese de que há um módulo para a teoria da mente (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 100).

possui uma relação custo/benefício que a favorece, do ponto de vista evolutivo, se já houver uma tradição cultural minimamente complexa. Mas se não existirem imitadores na população, não pode surgir uma cultura complexa. Um indivíduo que se torne, eventualmente, capaz de imitar¹⁵ não teria qualquer vantagem se a aprendizagem individual for suficiente para adquirir os comportamentos adaptativos (supostamente simples) a um menor custo: “A aprendizagem social sozinha não aumenta a adaptabilidade” (HENRICH; MCELREATH, 2003, p. 125).

Esses modelos apontam, portanto, para um círculo vicioso: a cultura só se acumula se houver imitadores na população, mas estes só são mais aptos do que os aprendizes individuais se já existe uma cultura acumulada...

A imitação é, além disso, intrinsecamente conservadora. Numa população em que existisse somente imitadores, o primeiro indivíduo que aprendesse sozinho teria maior aptidão do que os imitadores já que ele pode responder às mudanças ambientais aprendendo novos comportamentos: “embora os aprendizes sociais se dêem muito bem quando eles são raros, eles se dão mal quando são comuns” (HENRICH; MCELREATH, 2003, p. 125).

4.2 Um caminho tortuoso

Uma saída para essa impasse seria supor que as condições psicológicas necessárias para se poder imitar surgiram, originalmente, para cumprir *uma outra função* e foram, depois, *exaptadas*, por assim dizer, para promover a acumulação cultural. Richerson & Boyd consideram plausível a hipótese de que a imitação só pode evoluir como um efeito secundário (*byproduct*) de pressões seletivas para resolver não os problemas colocados pelo ambiente físico, mas sim pelo ambiente *social* (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 138-9), tais como: detecção de enganadores; defesa e caça coletivas; partilha de alimentos; cooperação entre fêmeas no cuidado dos filhos; divisão sexual do trabalho etc.¹⁶ A resolução desses problemas sociais (também e coincidentemente!) exigiria a mesma capacidade psicológica: a ToM (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 138-139)!

Talvez a inteligência maquiavélica tenha evoluído em primeiro lugar, e só então favorecido a aprendizagem social por imitação e possibilitado, por sua vez, a cultura.

Convém ressaltar que a necessidade de melhor prever o comportamento dos outros com base em uma capacidade para a leitura de mentes nada tem a ver, a princípio, com imitação! Na hipótese acima, a capacidade para aprender observacionalmente pegou carona, por assim dizer, numa capacidade que surgiu para resolver um outro problema adaptativo.

Um pressuposto desse argumento é que a inteligência maquiavélica e a imitação pressupõem a mesma habilidade para adotar a perspectiva do outro (para fazer imputa-

¹⁵ Como no mito de Jones, proposto por Sellars em 1956.

¹⁶ Aqui poderíamos falar de uma complexidade do ambiente social, por referência à tese de Godfrey-Smith (1998), formulada anteriormente.

EVOLUÇÃO DA APRENDIZAGEM SOCIAL POR IMITAÇÃO

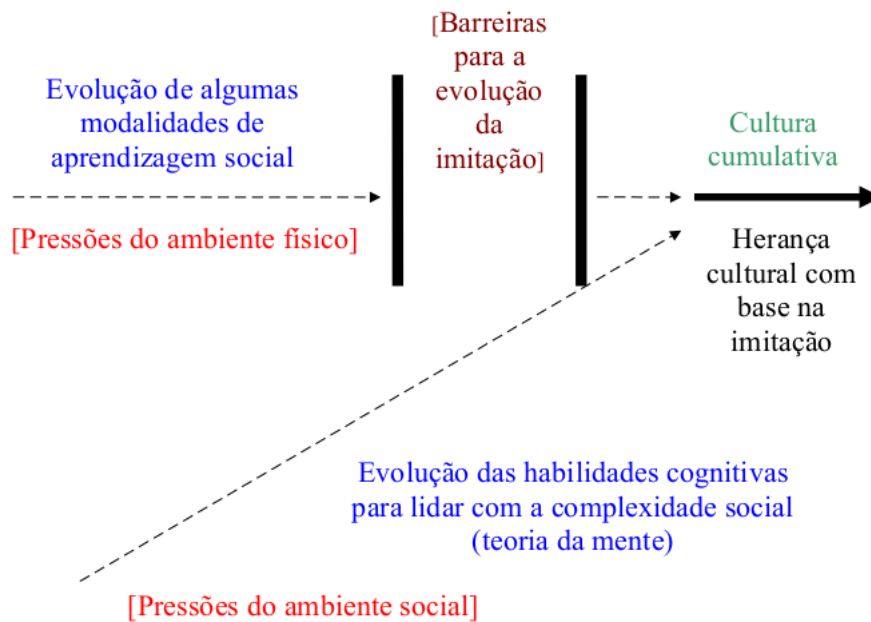


Figura 4: Uma trajetória evolutiva “tortuosa”: pressões do ambiente físico combinadas a pressões do ambiente social possibilitaram o surgimento de uma nova modalidade de herança.

ções de estados mentais). Ao lado de Richerson e Boyd, Blackmore defende, igualmente, essa tese (apesar das diferenças entre suas perspectivas; BLACKMORE, 2000, p. 76).

Aqueles que conseguiam melhor prever o comportamento do outro num grupo social tinham uma clara vantagem adaptativa comparado aos demais (em um cenário não cooperativo, pelo menos). Desse modo, a capacidade para metarepresentar teria evoluído, abrindo caminho para a acumulação cultural.

4.3 A hipótese da inteligência social

Portanto, a leitura de mentes teria, inicialmente, resolvido problemas sociais prementes, e não os problemas colocados pelo ambiente físico. Esse resultado converge com uma tese que tem grande aceitação: a complexidade do ambiente social, e não só do ambiente físico, foi responsável pelas principais pressões seletivas na evolução de habilidades cognitivas especiais na linhagem homínida.

Um cenário desse tipo pressupõe a chamada *hipótese da inteligência social*: a necessidade de prever o comportamento de agentes em grupos sociais cada vez mais complexos, favoreceu o surgimento da capacidade para a leitura de mentes, para metarepresentar, além das capacidades associadas aos sistemas intencionais (em especial, a de serem capazes de representar; Humphrey, 1988).¹⁷

¹⁷Somos sistemas cognitivos de tipo particular, capazes não só de representar (o mundo físico e social) mas também de metarepresentar — em especial, de representar não somente os nossos próprios estados mentais mas, sobretudo, os estados mentais de outros indivíduos. Para um desenvolvimento detalhado

Um outro cenário apela, como vimos, para transformações ocorridas no ambiente *físico* em que viveram os nossos ancestrais. Há fartas evidências empíricas de que eles tiveram que se adaptar a condições climáticas atípicas que prevaleceram, sobretudo, durante o Pleistoceno (DUNBAR, 2000; RICHERSON; BOYD, 2005).

Mesmo aceitando-se o “caminho tortuoso” sugerido pela hipótese da inteligência social, mantém-se o enigma adaptativo, entretanto. Os outros primatas, em particular os grandes símios, enfrentaram problemas sociais análogos aos enfrentados pelos homínidos, além dos (mesmos) problemas colocados pelo ambiente físico! Recoloca-se a questão: por que também não houve evolução da imitação nesses animais?

Richerson e Boyd sugerem que, talvez, os humanos tenham simplesmente trilhado *antes* a trajetória sinuosa através dos vários impasses evolutivos acima apresentados, reunindo todo um conjunto de adaptações e preenchido, em primeiro lugar, esse nicho (ocupável por espécies capazes de acumular cultura), não deixando espaço para que outras espécies o fizessem!

A mera competição teria impedido que outras espécies, com as adaptações requeridas (habilidades sociais, uma cultura rudimentar com base em modalidades simples de aprendizagem social etc.), pudessem evoluir as capacidades psicológicas para a imitação fidedigna.

5 Evolução cultural

A questão do papel desempenhado pela cultura na evolução humana deve ser distinguida da questão de se a cultura, ela própria, *evolui*. A dinâmica cultural pode ser modelada por mecanismos darwinistas?¹⁸

A abordagem da dupla herança possui, embutida, uma teoria (um conjunto de modelos) da evolução cultural. Veremos que isso não é gratuito, já que os processos de coevolução gene-cultura são ressaltados por essa abordagem. As bases dessa teoria da evolução cultural já estão assentadas no livro de Boyd & Richerson de 1985, que reúne os modelos matemáticos desenvolvidos com essa finalidade. Também aí está clara a divergência desses autores com respeito à abordagem sociobiológica da evolução humana.

Há várias maneiras de se aplicar a teoria darwinista no âmbito da dinâmica cultural. Em Richerson & Boyd, o termo ‘evolução’ remete ao emprego do pensamento *populacional* também nesse âmbito: “A cultura é um produto evolutivo de populações de cérebros humanos, cérebros que foram moldados pela seleção natural para aprender a lidar com a cultura” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 7). Segundo esse pensamento, processos

dessas teses, ver Abrantes (2006).

¹⁸Há que se frisar, de antemão, que a teoria de Richerson e Boyd não tem compromissos com concepções de evolução que compactuam com a ideia de progresso. Eles propõem uma genuína teoria darwinista da dinâmica cultural alheia, também, a compromissos teleológicos com um fim ou direcionamento para tal dinâmica.

ocorrendo no desenvolvimento de cada indivíduo, e de suas interações com outros indivíduos, têm efeitos no plano populacional:

A maneira padrão de se modularizar um problema evolutivo é pensar acerca dos eventos principais no ciclo de vida de um indivíduo, dividir aquele ciclo de vida em estágios nos quais opera somente um processo, especificar os processos, desenvolver a maquinária estatística para subir na escala, do indivíduo para a população; usar então essa maquinária para acompanhar a distribuição das variantes culturais à medida que a população marcha através da história, uma geração de cada vez (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 64-5).

Já dissemos que o pensamento populacional constitui, para Richerson e Boyd, a essência mesma do darwinismo. Em consonância com essa tese, uma teoria da evolução cultural visa oferecer explicações causais de porquê certas variantes culturais se disseminam, enquanto outras diminuem a sua participação numa população — à semelhança de como se explica mudanças nas frequências de alelos (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 6, 59; BOYD; RICHERSON, 2005, p. 252).

Trata-se de coordenar três tipos de fatos relativos: a) ao armazenamento e modificação da informação cultural em indivíduos e sua transmissão entre indivíduos; b) à existência de tradições diferentes (ou seja, o fato de que persistem diferenças culturais entre grupos); e c) à dinâmica dessas tradições.

Embora Richerson e Boyd apontem analogias, eles reconhecem, ao lado de muitos outros autores, que há flagrantes desanalogias entre a evolução com base na herança genética e a evolução cultural. O senso comum captura, evidentemente, vários elementos de verdade como, no caso, a percepção do caráter *lamarckista*¹⁹ da evolução cultural: a dinâmica cultural tem a ver, afinal, com herança de caracteres *adquiridos*!

Outra desanalogia (analogia negativa) com a herança genética é que na herança cultural só o que é observado por um indivíduo — ou seja, o comportamento como traço fenotípico de outro indivíduo —, pode vir a afetar o comportamento do primeiro. A aprendizagem social por imitação envolve, necessariamente, a observação do comportamento do outro; ela pode também se dar pelo ensino.

Richerson e Boyd defendem, contrariamente a outros autores, que variantes culturais complexas resultam da acumulação de pequenas variações, gradualmente e envolvendo indivíduos pertencendo a várias gerações.

Para esses autores, a cultura evolui pela ação de vários tipos de *forças* atuando no nível da psicologia dos indivíduos (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 69), ao lado da seleção natural que atua diretamente sobre a variação cultural. O efeito combinado da ação

¹⁹O termo 'lamarckismo' não pretende remeter às posições do Lamarck histórico, mas a alguns mecanismos e processos normalmente associados a ele, em especial, a herança de caracteres adquiridos e o instrucionismo.

desse conjunto de forças se faz sentir na distribuição das variantes culturais na população como um todo e na dinâmica dessa distribuição.

Essas forças dividem-se em três tipos, que incluem vários sub-tipos:

- 1) forças aleatórias;
- 2) forças atuando na tomada de decisão;
- 3) seleção natural.²⁰

Veremos que algumas dessas forças não têm análogos na evolução biológica.

1) Forças aleatórias (*random forces*)

Essas forças remetem, fundamentalmente, aos fenômenos de mutação e de deriva cultural. A terminologia é escolhida por Richerson e Boyd por evocar, imediatamente, processos análogos aos estudados em genética de populações (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 69). A mutação cultural se deve a processos psicológicos inconscientes, como quando um indivíduo não se recorda de uma variante cultural que havia aprendido; ou se dá através de erros aleatórios na transmissão de variantes culturais. A deriva, por sua vez, é um fenômeno que ocorre, tipicamente, em pequenas populações; por exemplo, certas habilidades (variantes culturais) podem desaparecer, seja porque morrem os que as adotam, ou porque falham, por motivos vários, em transmitir suas habilidades a outros indivíduos.

A despeito de apontarem para tais forças aleatórias, veremos que Richerson e Boyd rejeitam que as mutações culturais (ou seja, o surgimento de novas variantes) se dêem, normalmente, de forma *cega*, como é o caso nas mutações genéticas.

2) Forças atuando na tomada de decisão

Tais forças dividem-se em dois sub-tipos: variação guiada e transmissão cultural enviesada.

2a) Variação guiada

Essa força atua modificando a informação cultural adquirida pelo indivíduo, com base na sua experiência pessoal (envolvendo, claro, aprendizagem) e na sua capacidade de inovação. Desse modo, ele exibe um comportamento diferenciado, que pode eventualmente ser imitado por outros indivíduos e produzir efeitos importantes na população. O contraste é nítido com as forças aleatórias vistas anteriormente, já que aqui o indivíduo é ativo na dinâmica cultural. Além disso, a variação (ou seja, a modificação

²⁰Richerson e Boyd organizam, convenientemente, as várias forças numa tabela (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 69). Na discussão abaixo, seguimos a ordem com que as forças aí aparecem e a terminologia usada pelos autores.

das variantes culturais adquiridas por aprendizagem social, ou a proposta de novas variantes) é claramente lamarckista, já que propriamente *guiada*.

2b) Transmissão cultural enviesada (*biased*)

Quando um imitador assimila preferencialmente uma variante cultural em detrimento de outra, ambas lhe tendo sido apresentadas, isso indica que há algum viés [*bias*] afetando a transmissão dessas variantes. Richerson e Boyd acentuam a base psicológica desse tipo de força (que atua, portanto, nas mentes dos indivíduos). Pode-se distinguir diferentes tipos de vieses (ou propensões²¹):

- (i) viés baseado em conteúdo (ou direto);
- (ii) viés dependente da frequência e;
- (iii) viés de seguir modelos.

Passamos a apresentá-los detalhadamente.

i) Viés de conteúdo

A assimilação preferencial de uma variante cultural, dentre várias alternativas disponíveis, pode depender do seu conteúdo. Esse conteúdo pode facilitar, ou dificultar, a sua memorização, por exemplo. Ou o indivíduo pode calcular a relação custo/benefício das alternativas que lhe são apresentadas. O viés envolvido na assimilação preferencial pode ter, também, alguma base genética, ou seja, constituir uma predisposição cognitiva universal para adquirir ou rejeitar determinado conteúdo.

ii) Viés dependente da frequência

Está envolvido na adoção de um padrão comportamental (ou da variante cultural que o causa) com base em quão disseminado está na população. Quando há uma tendência a se adotar o comportamento mais comum no grupo, temos um viés conformista que, para Richerson e Boyd, é uma das forças mais importantes atuando na evolução cultural e, frequentemente, tem um papel adaptativo. Há possibilidade, também, de haver um viés desse tipo que favoreça a adoção de comportamentos que sejam raros no grupo.

iii) Propensão (*viés*) a seguir modelos

Atua, por exemplo, quando são preferencialmente copiadas as variantes culturais associadas a indivíduos que têm sucesso ou posição destacada na população; ou, ainda, aquelas associadas a indivíduos mais assemelhados àquele que adota a variante cultural.

²¹Os vieses incluídos nessa categoria podem ser inatos ou resultado de aprendizagem em um ambiente social e cultural.

A *variação guiada* (VG) e a *transmissão cultural enviesada* (TE) são, ambas, agrupadas como *forças atuando na tomada de decisão* porque envolvem regras ou “critérios diretores” que permitem ao indivíduo comparar diferentes variantes culturais e fazer, conseqüentemente, uma escolha.²² No caso da VG, essas variantes são geradas pelo próprio indivíduo, enquanto na TE elas preexistem na população e o indivíduo exposto a elas tem que decidir qual adotar.

A VG e a TE atuam, também, de forma muito diversa, frente à quantidade de variação cultural existente na população. A VG é indiferente a essa quantidade: o indivíduo pode inovar, introduzindo alterações numa variante cultural, ou gerar uma nova e, em seguida, transmiti-la mesmo se não existir, naquele momento, uma gama de variantes culturais disponíveis na população. A TE, ao contrário, pouco atua quando a diversidade cultural disponível é pequena. Isso porque a TE envolve sempre a comparação, pelo imitador, entre diferentes variantes culturais a que está exposto; se uma variante cultural é rara, poucos imitadores terão acesso a ela, e somente estes poderão compará-la a outras variantes.

Como é sabido, Darwin, na *Origem das espécies*, combinou variação cega, variação guiada e instrução pelo ambiente, além de ter invocando, frequentemente, o uso e desuso como mecanismo complementar ao lado da seleção natural:

Darwin não tinha qualquer problema em imaginar que a variação aleatória, a variação adquirida e a seleção natural atuavam todas juntas enquanto forças na evolução orgânica. No caso da evolução cultural, nós não vemos nenhum problema tampouco (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 400).

O que fazem Richerson & Boyd é, justamente, trilhar esse caminho aberto por Darwin, ao reconhecerem a especificidade das forças atuando na evolução humana, um caminho que não foi trilhado (*the path not taken*) seja pelos biólogos do séc. XX — que rejeitaram a herança de caracteres adquiridos e o instrucionismo —, seja pelos cientistas sociais — que rejeitaram, por sua vez, a biologia como uma fonte de modelos para explicar o comportamento humano e a dinâmica cultural (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 16; BOYD; RICHERSON, 1985, p. 172-3).

3) Seleção natural

A seleção natural atua sobre a variação cultural segundo a mesma lógica da seleção natural convencional, que modifica, ao longo do tempo, a frequência de alelos numa população. No caso da seleção natural, enquanto força atuando na dinâmica cultural, as

²² Boyd e Richerson chegam a sugerir que os mesmos processos psicológicos estejam subjacentes à variação guiada e à transmissão enviesada (1985, p. 136; RICHERSON; BOYD, 2005, p. 116). As regras ou critérios envolvidos na tomada de decisão, em ambos os casos, podem ser inatos ou adquiridos culturalmente (cf. nota 21). Mas os papéis que desempenham em sua teoria da evolução cultural são muito distintos.

variantes culturais é que são selecionadas alterando, desse modo, a sua frequência no grupo humano em foco.²³

A atuação desse terceiro tipo de força se reflete, nas palavras dos autores, em “... mudanças na composição cultural de uma população causadas pelos efeitos de se adotar uma variante cultural em vez de outras” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 69).

Quem adota uma variante cultural é, claramente, um indivíduo (ou, talvez, um grupo de indivíduos), podendo alterar os seus traços fenotípicos (interessando-nos sobremaneira, no caso da evolução cultural, o comportamento). Os “efeitos” a que se refere essa citação *não* devem ser interpretados, contudo, como exclusivamente biológicos (e.g. o modo como a adoção de uma determinada variante cultural, por um indivíduo, afeta a sua aptidão *biológica*). Sem dúvida, a sobrevivência (ou não) de um indivíduo afeta a sua capacidade de transmitir a variante cultural por ele adotada! Mas há outras possibilidades, nas quais a capacidade de afetar a dinâmica cultural *não* está ligada diretamente à aptidão biológica do indivíduo mas sim à função que ele desempenha no grupo social (tornando-o ou não um modelo a ser imitado). Se o sucesso em desempenhar uma função está correlacionado à adoção de uma variante cultural, a participação desta última no *pool* cultural será conseqüentemente afetada (e o indivíduo que tem sucesso em tornar-se um “pai cultural”, ou seja, um modelo para outros, terá maior aptidão *cultural* do que outros indivíduos que adotaram outras variantes culturais).²⁴

Essa modalidade de seleção natural atua, portanto, *diretamente* sobre variantes culturais e não se confunde, ou se reduz, à seleção natural que atua na evolução biológica. Isso é crucial, pois Richerson e Boyd estão, dessa maneira, explicitando as suas divergências com os sociobiólogos, os psicólogos evolucionistas, e todos aqueles que defendem que a seleção natural atua apenas *indiretamente* sobre a cultura. Segundo essas abordagens, a seleção natural só pode atuar *diretamente* sobre a psicologia dos indivíduos, por exemplo moldando as regras envolvidas na VG e na TE (que teriam, no caso, uma base genética):

Os autores dessas hipóteses, entre outros, argumentam que o curso da evolução cultural é determinada pela seleção natural atuando *indiretamente* sobre a variação cultural via as forças de tomada de decisão (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 400).

Caso a VG e a TE — que atuam sobre os processos psicológicos dos indivíduos — fossem muito fortes e determinantes, poder-se-ia desconsiderar os efeitos da *seleção natural atuando sobre variantes culturais*. E a cultura tornar-se-ia, no final das contas,

²³Nota-se que aqui se adota o ponto de vista do gene e o correspondente ponto de vista do meme (ou, na falta de expressão mais econômica, o ponto de vista da variante cultural). Em outras palavras, a seleção atua, em um caso, no nível do gene e, no outro caso, no nível da variante cultural.

²⁴Essa seleção pode, inclusive, atuar no nível do grupo e não somente do indivíduo (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 69). A questão que se coloca é de que modo a seleção atua no nível do indivíduo e do grupo em cada tipo de seleção natural, já que frequentemente Richerson e Boyd parecem adotar o ponto de vista do meme, ou melhor, da variante cultural (ver nota 23).

exclusivamente uma causa *próxima* do comportamento (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 11-2, 80; BOYD; RICHERSON, 1985, p. 174-5). Isso favoreceria a perspectiva dos sociobiólogos e dos psicólogos evolucionistas.

Esta não é a posição de Richerson e Boyd que, como vimos, defendem explicitamente ser a cultura uma causa *última* na evolução humana, e não somente uma causa próxima do comportamento observado (de indivíduos e grupos). Eles argumentam, convincentemente, no sentido de mostrar que a seleção natural e a TE atuam de forma muito diferente na dinâmica cultural:

A transmissão enviesada ocorre porque as pessoas adotam preferencialmente algumas variantes culturais em vez de outras; enquanto que a seleção ocorre porque algumas variantes culturais afetam as vidas daqueles que as adotam de modo a aumentar a probabilidade de que tais portadores sejam imitados (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 79).

Um ponto a ser ressaltado é que não se deve confundir a *seleção natural atuando sobre variantes culturais* com a *seleção cultural* como entendida por Cavalli-Sforza, Feldman, Dawkins e Durham. Estes autores vêem a TE como um tipo de *seleção cultural*. Richerson e Boyd rejeitam esta última expressão por escamotear, justamente, a diferença entre as funções da TE e da *seleção natural atuando sobre variantes culturais*, que discutimos anteriormente.

Completamos, desse modo, a apresentação e discussão do conjunto de forças que atuam na evolução cultural. Entretanto, como no caso biológico, o quadro não está completo se não incluir a competição por recursos escassos. No caso das variantes culturais, a competição dá-se de dois modos, fundamentalmente:

- a) pelos recursos cognitivos do aprendiz (e.g. pela sua atenção);
- b) pelo controle do seu comportamento.

6 Mal-adaptações

Se Richerson e Boyd tiverem razão, e não os sociobiólogos, as variantes culturais nem sempre aumentam, mas podem também *reduzir* a aptidão (genética) de indivíduos e de grupos, já que a imitação — como uma das modalidades de aprendizagem social —, favorece a difusão de mal-adaptações. Isso ocorre porque há vários modelos na população a serem imitados, e não somente os pais biológicos. Portanto, não surgiriam mal-adaptações se as variantes culturais fossem adquiridas somente por transmissão vertical:

... na medida em que as pessoas adquirem crenças de seus pais, a seleção natural age sobre a cultura quase que exatamente da mesma maneira que age sobre os genes (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 76; grifo nosso)

A possibilidade de mal-adaptações (genéticas) surge, portanto, quando a influência sobre o comportamento de um indivíduo dá-se não pelos pais mas por pessoas que exercem outros papéis na rede de relações sociais (professores, padres, etc.): “... a seleção natural sobre a variação cultural pode selecionar por sucesso em qualquer papel que seja ativo na transmissão cultural ...” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 78).

Na herança genética, há poucos papéis a serem desempenhados: o de pai e o de mãe. A herança cultural é, nesse tocante, muito mais complexa:

Quando indivíduos são culturalmente influenciados por professores, por seus pares, por celebridades e assim por diante, a seleção natural atuando sobre a variação cultural pode favorecer o aumento de comportamentos que aumentam a chance de exercer tais papéis não-parentais. Nesse mesmo cenário, quando os traços que maximizam o sucesso em tornar-se um pai são diferentes daqueles que maximizam o sucesso como um professor, um padre, ou uma celebridade, a seleção natural atuando sobre a variação cultural pode causar a difusão de traços geneticamente mal-adaptativos (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 77).

Temos aqui o efeito dos *memes* egoístas, análogo ao efeito dos *genes* egoístas apontado por Dawkins. A cultura não está, portanto, no cabresto dos genes! Seria mais correto falar, no contexto da teoria de dupla herança, em um mutualismo entre genes e cultura.

O risco de adquirir variantes culturais mal-adaptativas só existe porque a herança cultural não duplica o papel da herança genética! Se houvesse duplicação, por que teria evoluído uma outra modalidade de herança? — perguntam-se Richerson e Boyd. Também é óbvio que a imitação (e, portanto, a herança cultural) só evoluiu porque seus ganhos para os indivíduos, e para os grupos, compensam os riscos representados por se adotar comportamentos que não são adaptativos.

A discussão que faremos sobre a evolução da cooperação reforçará a tese de que existem dois tipos de herança, abrindo espaço para uma genuína coevolução psicologia — cultura, central na reconstrução que Richerson e Boyd propõem da evolução humana.

7 O paradoxo da cooperação

A evidente existência de cooperação nas sociedades humanas é uma anomalia no mundo animal, onde só é possível a cooperação em pequena escala (no caso de indivíduos não-aparentados). O caso humano, ao contrário, é o único onde a cooperação se tornou possível em larga escala. De que modo isso aconteceu?

De acordo com a resposta delineada por Richerson e Boyd a essa questão, a cooperação em larga escala somente encontra uma explicação plausível em uma abordagem evolutiva que leve em consideração processos de coevolução gene-cultura. Essa abordagem considera que os genes tornaram possível a acumulação cultural. Mas também

leva em consideração que a cultura foi a causa última de uma psicologia inata adaptada a um ambiente cultural complexo. Os genes influenciam a evolução cultural, mas a cultura também exerce um papel fundamental na evolução biológica, em especial a que se refletiu na base genética da nossa psicologia social.

Para Richerson e Boyd, a cooperação na espécie humana é um efeito especial de processos de coevolução gene-cultura. Os mecanismos alternativos apresentados até então — a *seleção de parentesco* e o *altruísmo recíproco* — são de fato insuficientes para explicar o fenômeno da cooperação em larga escala entre indivíduos não-aparentados.

A seleção de parentesco (*kin selection*) favorece comportamentos que reduzem a aptidão (*fitness*) do indivíduo em prol de um acréscimo na aptidão do grupo. Mas para que um comportamento seja adaptativo (do ponto de vista dos genes), é necessário que o acréscimo de aptidão do grupo relevante seja superior ao decréscimo na aptidão que o indivíduo sofre por se sacrificar. A condição para que isso ocorra é que os indivíduos desse grupo tenham um grau de parentesco, ou seja, compartilhem um número elevado de genes. Sem que haja parentesco genético, um comportamento de auto-sacrifício individual em prol do grupo não é adaptativo, porque o comportamento beneficia tanto indivíduos aproveitadores quanto os altruístas, sem discriminação. Se é assim, os aproveitadores se beneficiam da cooperação, mas não pagam o preço dela; os altruístas, por outro lado, também se beneficiam dos ganhos da cooperação, mas pagam o seu preço. Os aproveitadores têm, portanto, uma aptidão maior do que os altruístas, e o comportamento destes últimos dificilmente evoluiria. No caso de indivíduos aparentados, contudo, adotar um comportamento altruísta pode ser adaptativo, pois é significativa a quantidade de genes compartilhados entre o doador e o receptor do ato altruísta. Um comportamento custoso somente evolui se os benefícios do comportamento se dirigem para os genes que causam aquele comportamento.²⁵

A limitação da *seleção de parentesco* como um mecanismo para explicar a cooperação em humanos parece óbvia, a esta altura. A cooperação exige algum mecanismo que faça com que o comportamento altruísta não beneficie desertores, como os oportunistas ou aproveitadores (*free riders*), que exploram o sistema de cooperação sem contribuir para ele.²⁶ Mas o fator restritivo do compartilhamento genético entre os indivíduos não pode

²⁵Um exemplo ilustra esse princípio. Em grupos compostos por irmãos bilaterais, que compartilham metade de seus genes, um gene para o comportamento cooperativo poderia ser selecionado se no grupo existisse, pelo menos na proporção de 4 em 8, indivíduos que também o tivessem. Isso porque, no caso de um indivíduo se sacrificar em prol do grupo, seu ato levaria ao ganho de aptidão (*fitness*) de 1 para o grupo (4 indivíduos multiplicado por $\frac{1}{4}$ de probabilidade de os indivíduos carregarem o gene da cooperação), ao custo de apenas $\frac{1}{2}$ unidade de aptidão, arcado pelo indivíduo que se sacrificou. Apenas $\frac{1}{2}$ unidade (e não 1) é perdida em razão de o indivíduo compartilhar 50% de seus genes com os outros cooperadores. Esse tipo de mecanismo, proposto inicialmente por W. D. Hamilton, é capaz de explicar a cooperação em larga escala em certos animais, como os pertencentes à ordem *Hymenoptera*, como as abelhas e formigas.

²⁶A tradução do termo *free rider* para o português é bastante controversa, em razão das peculiaridades linguísticas e teóricas envolvidas. O termo *free rider* é utilizado indistintamente em inglês tanto para se referir a estruturas de dois jogadores (diádicas) estudadas pela teoria dos jogos, quanto nas situações em que um indivíduo explora um bem público sem contribuir para ele, não necessariamente utilizando

explicar satisfatoriamente como os humanos cooperam com pessoas não-aparentadas, ou mesmo totalmente estranhas.

Outro mecanismo capaz de explicar a cooperação canalizada (não-aleatória) é o *altruísmo recíproco*, que depende, entretanto, de uma capacidade cognitiva robusta: a memória. O altruísmo recíproco depende de os agentes memorizarem os resultados de suas interações passadas com outros indivíduos, com o objetivo explícito de, no futuro, restringir o comportamento cooperativo apenas aos indivíduos que cooperaram. É um mecanismo não-aleatório de cooperação, pois os indivíduos utilizam o resultado das interações passadas como um sinal que distingue quem é cooperativo de quem é um desertor. Esse mecanismo, contudo, só funciona quando há a expectativa de que as interações se repitam indefinidamente (AXELROD, 1984, p. 12). Em termos formalizados pela teoria dos jogos, portanto, a interação entre os agentes deve constituir um *jogo repetitivo*, em que há um horizonte indefinido de possibilidades de interação futura.

Um dos problemas com esse mecanismo é que há pouca evidência de sua importância na natureza e, segundo Richerson e Boyd, os estudos científicos sobre sua existência são controversos. Há esparsos exemplos bem documentados. Talvez o mais lembrado na literatura seja o dos morcegos hematófagos, que regurgitam sangue para alimentar outros morcegos que doaram alimento no passado, mas não para aqueles que se recusaram a fazê-lo (RIDLEY, 2000, p. 75).

Outro problema que impede que o altruísmo recíproco seja um mecanismo plausível de explicação da cooperação humana é o fato de que, assim como na seleção por parentesco, ele também não consegue explicar a cooperação em larga escala entre indivíduos não-aparentados. Isso ocorre em virtude de o altruísmo recíproco levar a uma escalada de deserção em resposta a um único indivíduo que deserta. Como os agentes param de cooperar tão logo um dos outros indivíduos ajam de modo não-cooperativo, um único agente desertor pode induzir outros indivíduos a desertarem, o que, a seu turno, leva outros indivíduos a agirem da mesma forma. Por outro lado, se os agentes altruístas tolerarem a atitude de alguns desertores, estes serão beneficiados e, portanto, será maior a probabilidade de serem selecionados genes relacionados à deserção.

Além disso, o altruísmo recíproco padece de um terceiro problema que impede sua atuação em larga escala: quanto maior o grupo, menor o efeito da punição aplicada ao

expedientes como a trapaça. Assim, há quem utilize a expressão tanto para jogos de dois jogadores quanto para jogos de “n” jogadores, onde “n” é qualquer número superior a dois. Todavia, como alertado pelo professor Alejandro Rosas em discussão pessoal sobre a questão, o termo *free rider* é oriundo da exploração realizada em contextos de bens públicos. Como o *free rider* é definido formalmente como aquele que explora um recurso público sem contribuir para ele, os autores do presente artigo decidiram traduzir o termo de maneira distinta na hipótese em que se discute um problema de bens públicos (em jogos de “n” jogadores) e na hipótese em que se trata de problemas diádicos. Assim, as expressões ‘oportunista’ e ‘proveitador’ são utilizadas para a tradução do termo *free rider* nos contextos de discussão sobre bens públicos, ao passo que as expressões ‘trapaceiro’ e ‘desertor’ são restritas às discussões sobre relações diádicas.

desertor pelo indivíduo cooperador. Ocorre aqui o fenômeno da *diminuição marginal do custo da deserção*. Se um indivíduo D deserta com respeito ao indivíduo C, no futuro o indivíduo C deixará de cooperar com D. Todavia, numa sociedade muito grande o efeito da reação isolada dos agentes cooperadores será pequeno, pois ainda haverá uma grande parcela da população a ser explorada por D. Assim, quanto maior o grupo, menor o efeito da reação individualizada dos agentes cooperadores explorados pelos desertores — de onde se conclui que, nessas circunstâncias, a adoção de uma estratégia de deserção seria estável evolutivamente.

Essas características do altruísmo recíproco, para Richerson e Boyd, restringem a cooperação, baseada nesse mecanismo, apenas a pequenos grupos. Ressalte-se, ainda, que essas considerações não significam que o altruísmo recíproco e a seleção de parentesco sejam incapazes de explicar a cooperação em qualquer espécie, mas tão somente a cooperação humana. Com efeito, em espécies cujos grupos são pequenos, ou são compostos por indivíduos relacionados geneticamente, esses mecanismos são perfeitamente capazes de explicar as sutilezas da cooperação envolvida. Como superar essas limitações dos mecanismos tradicionais?

8 Elementos de uma teoria da cooperação

Para Boyd e Richerson, a cooperação humana somente pode ser explicada levando-se em consideração as interações recíprocas entre os genes e a cultura na história evolutiva humana. Assim, para além da seleção de parentesco e do altruísmo recíproco, os autores propõem outros mecanismos: a agressão moral, a seleção de grupo e a marcação simbólica. Veremos que eles estão relacionados a uma psicologia social inata.

Na perspectiva dos autores, cada um desses mecanismos, atuando sozinhos, seria incapaz de explicar o surgimento de organismos capazes de cooperar em larga escala com indivíduos não-aparentados; todavia, atuando de maneira interdependente, possibilitam o surgimento da cooperação humana. Se esses mecanismos estiveram presentes nas primeiras comunidades dos ancestrais hominídeos, possibilitaram a evolução da cooperação nessa linhagem. Cumpre, então, explicar cada um deles.

8.1 A agressão moral

Um mecanismo que Robert Trivers denomina 'agressão moral' (*moralistic punishment*), conseguiria sustentar a cooperação em larga escala. O elemento central desse mecanismo é a punição dos indivíduos que transgridem as normas aceitas socialmente. Boyd e Richerson aceitam o conceito de norma utilizado pela teoria da escolha racional:

... normas são o resultado de noções compartilhadas sobre o comportamento apropriado e da disposição dos indivíduos a recompensarem o compor-

tamento apropriado e a punirem o comportamento inadequado (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 84).

Em outro texto, os autores recorrem ao conceito de *instituição* utilizado por Samuel Bowles, que depende de uma concepção sociológica de norma. Instituições são definidas como as

... leis, regras informais e convenções que conferem estrutura durável às interações sociais em uma população (BOYD; RICHERSON, 2008, p. 306).

A agressão moral pode contornar alguns dos problemas apontados com o mecanismo do altruísmo recíproco. Um deles é o da escalada de deserção que ocorre quando os indivíduos cooperadores se recusam a cooperar como resposta a outros indivíduos que desertaram no passado.

Outro problema é o da *retaliação*: uma vez que toda a comunidade pode, agora, vingar-se do desertor, e não somente os indivíduos explorados, o preço a pagar pela deserção é muito mais elevado. A comunidade pode impedir que o desertor tenha acesso ao território, torná-lo objeto de fofoca ou mesmo expulsá-lo.

A despeito do que acreditava Trivers, entretanto, o mecanismo da agressão moral não pode, isoladamente, sustentar a cooperação em larga escala por duas razões. Em primeiro lugar, dado o custo intrínseco ao ato de punir (o preço da retaliação), não há razão para que indivíduos que não foram explorados punam agentes desertores desde que outros o façam. Ou seja, entra em cena uma *deserção de segundo grau*, praticada pelo indivíduo que é cooperativo: ele não pune quem transgride as regras, a menos que seja diretamente afetado.

Outro problema da agressão moral é o de que ela pode estabilizar um comportamento arbitrário, e não apenas comportamentos benéficos ao grupo. Comportamentos frívolos podem ser estabilizados — como o de deixar de comer um determinado alimento (mesmo que não haja qualquer risco para a saúde e que o alimento seja bastante nutritivo), ou o de usar determinadas roupas (como terno e gravata num país tropical!) —, se houver punição para os transgressores que ousarem violar a norma.

Assim, se a punição altruísta²⁷ é um elemento importante para explicar a cooperação humana, ele não é suficiente. Mas, associada aos outros mecanismos propostos por Richerson e Boyd, veremos que é um instrumento poderoso de manutenção da cooperação.

²⁷'Punição altruísta' é a expressão atualmente utilizada, particularmente na teoria dos jogos, em lugar da expressão 'agressão moral' ou 'agressão moralista' (*moralistic aggression*), forjada por Trivers. A utilização é assemelhada à do conceito 'sanção moral' tal como empregado nas ciências sociais, que remete à punição praticada por uma comunidade e dirigida a um indivíduo que não age de maneira cooperativa ou descumpra as normas sociais.

8.2 A seleção de grupo

Outro elemento do esquema teórico proposto pelos autores, partindo da ideia de Georg Price, é a operação da seleção natural *em múltiplos níveis*: genético, individual e do grupo.

Para que a seleção de grupo tenha força, é necessário que as diferenças entre os grupos sejam mantidas ao longo do tempo. No caso de outros animais, contudo, isso não ocorre pois ainda que os grupos estejam separados, se houver migração de indivíduos de um grupo para outro, mesmo que a uma taxa ínfima, a população se homogeneizará com o passar do tempo. Isso ocorre porque o cruzamento genético com os imigrantes reduz a variação genética entre os dois grupos de tal forma que a seleção de grupo não é forte o suficiente.

A variação entre os grupos é mantida, por exemplo, quando dois grupos são isolados geograficamente. Como a migração é interrompida, a atuação de pressões seletivas diferenciadas sobre os grupos pode levar, inclusive, à formação de novas espécies.

Mas a seleção também pode atuar em grupos que apresentem diferenças culturais importantes. No caso humano, a evolução cultural rápida proporcionou um aumento exponencial na quantidade de variação comportamental entre os grupos. Na primeira parte deste texto, mostramos que o componente adaptativo da cultura está, justamente, no fato de proporcionar à espécie a capacidade de se adaptar a ambientes muito diversos, possibilitando uma enorme plasticidade comportamental.

Mas não basta apenas que a variação entre os grupos surja: é necessário que ela se mantenha ao longo do tempo. Richerson e Boyd propõem que dois mecanismos foram essenciais para tanto: a agressão moral e o conformismo.

Vimos que a agressão moral é capaz de estabilizar comportamentos, tornando possível a manutenção das diferenças culturais existentes entre os grupos. Esse mecanismo pode manter a variação cultural mesmo que uma determinada variante cultural seja mal-adaptativa ou contrarie os vieses da psicologia inata humana. Se nossa psicologia tem um viés de conteúdo (*content bias*) que favorece um comportamento "X" (que pode ser adaptativo), mas esse comportamento contraria a norma "Z", as sanções morais podem fazer com que os indivíduos que adotam o comportamento indesejado, se acomodem às normas locais. A agressão moral pode também impedir o efeito homogeneizador da migração. Os imigrantes, ao adentrarem em um novo grupo cultural, não diminuem necessariamente a variação entre grupos, como ocorre quando a única modalidade de herança é a genética. De fato, os novos membros do grupo, justamente por poderem sofrer os efeitos da punição caso descumpram as normas adotadas, passam a aceitá-las. Por outro lado, as diferenças culturais dificultam a migração.

Essa pode ter sido uma força cultural importante, que gerou uma pressão seletiva para que evoluísse uma psicologia social apta a calcular a relação custo-benefício da adoção do comportamento adequado à norma da comunidade. Ao longo do tempo, os

indivíduos inadaptados, que insistiam em desobedecer às normas instituídas, sofreram os custos da punição e tiveram menor probabilidade de deixar descendentes.

Ressalte-se que a agressão moral pode apoiar-se em vários dos vieses psicológicos mencionados, e não apenas em uma racionalidade fundamentada no cálculo das consequências da adoção de um determinado comportamento. Com efeito, a mente humana pode ser predisposta a adquirir variantes culturais relacionadas a normas sociais (um viés de conteúdo). Além disso, estando ela predisposta a adotar o comportamento adotado pela maioria da população, e se uma grande parte da população seguir uma determinada norma social, o indivíduo tem uma grande probabilidade de vir a seguir aquela norma (um viés dependente da frequência). Por fim, é possível que os indivíduos que gozam de maior respeito na sociedade sejam justamente aqueles que seguem com disciplina as normas. O antropólogo Christopher Boehm (1999, p. 69) aponta que em sociedades de caçadores-coletores os líderes tribais normalmente são admirados por seu caráter moral. Assim, esses indivíduos se tornariam modelos de comportamento, sendo imitados pelos demais membros de sua comunidade (um viés de seguir modelos).

Como em qualquer sistema que opere segundo os postulados do darwinismo, é necessário que haja um sistema de herança que mantenha (parte da) variação existente. A agressão moral e o viés conformista, atuando em conjunto, cumprem esse papel no caso da herança cultural. Isso possibilita que a cultura de cada grupo se mantenha relativamente distinta dos demais grupos e evolua de modo independente, sendo paulatinamente modificada (por falhas de transmissão ou pela inovação cultural proporcionada pela aprendizagem individual). Desse modo, a agressão moral e o viés conformista fazem com que a seleção de grupo tenha intensidade e que, portanto, a seleção nesse nível não possa ser desprezada no caso particular da evolução humana.

8.3 Outros mecanismos de seleção de grupo

Além dos mecanismos acima mencionados, Richerson e Boyd enfatizam também o fator limitativo para que nem todos os grupos sobrevivam. Esse fator se baseia em dois mecanismos: a competição entre grupos e a imitação dos grupos mais bem sucedidos. Eles asseguram que a seleção natural atue sobre a variação cultural no nível do grupo.

Há evidência empírica de que a guerra era comum nas sociedades arcaicas. Estudos antropológicos a respeito das comunidades de caçadores-coletores ainda existentes mostram a ubiquidade da guerra. Os estudos do antropólogo A. L. Kroeber, por exemplo, indicam que as guerras entre grupos caçadores-coletores na América do Norte excediam a quatro conflitos por ano. Richerson e Boyd também recorrem aos estudos de Joseph Soltis, que mostram que a taxa de extinção de comunidades de caçadores-coletores da Nova Guiné, em razão da guerra, era bastante alta — em alguns casos, mais de 31% das comunidades eram extintas a cada 25 anos (seja pela derrota na guerra, seja pela incorporação dos perdedores a outras culturas).

Nesse cenário belicoso, a seleção natural retém as variantes mais adaptativas: a diferença entre a perpetuação e a extinção de um grupo pode estar nas variantes culturais adotadas por ele, em confronto com um grupo culturalmente distinto.

Richerson e Boyd ilustram, a partir de um estudo do antropólogo Raymond Kelly, como a competição entre grupos pode ser um fator de pressão seletiva. No século XIX e no início do século XX, dois grupos vizinhos de povos nômades do sudeste do Sudão, os Nuer e os Dinka, compartilhavam o mesmo território, mas tinham culturas muito diferentes. Os Nuer pastoravam vastos rebanhos de gado, e apenas raramente comiam sua carne, pois se alimentavam dos derivados do leite. Os Dinka, por sua vez, mantinham rebanhos muito menores, e se alimentavam da carne dos animais. Outra diferença estava em seu sistema político: os Dinka se organizavam em tribos que viviam em um grande acampamento comunitário; a sociedade dos Nuer, por outro lado, era composta de grandes grupos subdivididos em pequenas famílias organizadas a partir da linhagem do patriarca. Segundo Kelly, essas características possibilitavam um crescimento muito maior dos Nuer, já que a sua unidade básica de organização (a família) demandava muito menos recursos do que a unidade básica dos Dinka: a comunidade inteira.

O antropólogo atribuiu essas diferenças culturais — tanto na forma de subsistência quanto na organização política — aos costumes de dote (*bride-price*) adotados pelas duas tribos. Embora ambas compartilhassem o costume de o noivo entregar gado a título de dote à família da noiva, os detalhes eram diferentes. Para os Nuer, o custo do dote era de, no mínimo, vinte cabeças de gado (embora houvesse um certo consenso de que o número ideal era de trinta e seis). Esse custo era bastante alto para a família do noivo, que tinha que transferir a maior parte de seu gado para a família da noiva, guardando apenas o essencial para sua sobrevivência. Por outro lado, os Dinka adotavam uma política de dote mais flexível — não havia um número mínimo de gado a ser transferido e os casamentos poderiam ser realizados mesmo se o dote não fosse pago. Para Kelly, essas diferenças explicam o fato de os Dinka comerem a carne de seu gado e de manterem um rebanho muito menor do que os Nuer: não havia razão para manter um rebanho amplo, nem para deixar o gado vivo. Já entre os Nuer, ter a maior quantidade possível de gado era essencial para assegurar a reprodução familiar. Além disso, os Nuer pagavam o dote para os parentes paternos, ao passo que entre os Dinka o pagamento do dote poderia ser feito a qualquer parente da noiva — circunstância que levou ao desenvolvimento do sistema político patriarcal entre os Nuer.

Essas peculiaridades culturais conferiam aos Nuer supremacia militar, tanto em razão do maior tamanho de suas tribos como de sua maior experiência de guerra — algo que era comum entre eles, já que o grande tamanho das comunidades levava ao conflito entre elas. Entre os Dinka, isso não ocorria. As guerras entre Nuer e Dinka começaram a ser comuns a partir de 1820, com a maior proximidade geográfica entre esses povos. Como resultado, os Nuer conquistaram os Dinka e os sobreviventes deste último grupo

foram incorporados à cultura dos primeiros.

Esse exemplo ilustra a força da competição entre grupos como mecanismo de seleção, bem como o papel da cultura. Os Nuer adotavam variantes culturais que se mostraram relativamente mais adaptadas aos desafios enfrentados no embate com os Dinka, e por isso sua cultura sobreviveu.

Para Richerson e Boyd, esse exemplo ilustra os requisitos da seleção de grupo. Não é necessário que os grupos sejam rigidamente separados. Eles podem, inclusive, ser muito parecidos — mas não tão parecidos que suas diferenças culturais sejam absolutamente mitigadas. É necessário que haja diferenças entre as variantes culturais e que essas diferenças afetem a capacidade do grupo de competir. Além disso, como o exemplo da guerra entre os Nuer e os Dinka mostra, não é necessário que os perdedores morram já que eles podem ser incorporados à cultura dos vencedores, por meio dos mecanismos já vistos, como a punição e o conformismo. Quando a cultura perdedora é *extinta*, as variantes culturais mais adaptativas podem disseminar-se e, paulatinamente, tornar-se mais complexas.

Além da competição entre grupos, outro mecanismo relevante de seleção de grupo e de disseminação de variantes culturais adaptativas é a imitação dos vizinhos mais bem sucedidos. De acordo com Richerson e Boyd, a psicologia inata humana tem uma *propensão a seguir modelos*, de modo que os indivíduos imitam não somente o comportamento dos indivíduos mais bem-sucedidos de sua comunidade, mas também os mais bem-sucedidos de *outras comunidades*. Assim, mesmo que duas comunidades vizinhas não estejam em guerra, ao longo do tempo uma comunidade pode conquistar a outra, desde que mais bem-sucedida do que ela — não pela força militar, mas pela força de suas variantes culturais.

8.4 A marcação simbólica

Outro elemento proposto por Richerson e Boyd para explicar a cooperação é a marcação simbólica. Segundo os autores, a psicologia humana é sensível a um mundo social marcado simbolicamente e predispõe a agir nesse mundo. Com efeito, vários aspectos da sociabilidade humana são demarcados simbolicamente, como a etnia, a profissão ou a linguagem adotada por um grupo.

Uma das funções da marcação simbólica é a de estabelecer fronteiras entre os grupos culturais — algo que, como visto, é essencial para a operacionalidade da seleção de grupo, pois permite que os grupos mantenham suas diferenças.

Além disso, a marcação simbólica também possibilita que os membros de um grupo identifiquem outros membros, possibilitando uma interação social diferenciada. Essa característica, aliada à agressão moral, garante a direcionalidade exigida para que a cooperação se sustente ao longo do tempo, impedindo a cooperação com desertores (ou trapaceiros) e indivíduos que não fazem parte da comunidade (BINMORE, 2005, p. 12).

O uso de marcadores simbólicos permite que as pessoas cooperem com aquelas que fazem parte de seu grupo, já que compartilham, com maior probabilidade, as mesmas crenças (variantes culturais) sobre a justiça e as relações sociais, por exemplo. Além disso, os marcadores simbólicos também possibilitam que as pessoas, ao identificarem os membros de sua comunidade, os *imitem seletivamente*, permitindo que se mantenham as diferenças culturais com outras comunidades — o que também é um fator crucial para a força da seleção no nível do grupo.

Richerson e Boyd fornecem evidências empíricas da importância da marcação simbólica nas comunidades tribais de hoje em dia, vistas como um espelho das comunidades de caçadores coletores do Pleistoceno. Os !Kung San, por exemplo, utilizam pontas de flecha para identificar membros do grupo e estrangeiros, e atribuem qualidades morais distintas aos povos que usam flechas diferentes das suas.

Outro aspecto da marcação simbólica é seu caráter *essencialista*. Os marcadores normalmente se referem aos elementos considerados intrínsecos a um objeto, grupo ou pessoa. Assim, o fato de alguém ter atribuído a si um determinado marcador simbólico significa que compartilha com outras pessoas que adotam o mesmo marcador determinadas características essenciais (etnia, religião, etc.). Os trabalhos do antropólogo Francisco Gil-White sugerem que a mesma estratégia cognitiva de classificação de espécies e plantas é utilizada no processo de classificação de pessoas segundo sua etnia. Assim, um garoto da tribo “X”, mesmo que tenha sido criado sua vida inteira na tribo “Y”, será sempre considerado um membro da tribo “X”.

8.5 Os instintos sociais tribais e as instituições

O último elemento do quebra-cabeças montado por Richerson e Boyd consiste na tese de que a atuação dos fatores anteriormente descritos na história evolutiva humana gerou uma pressão seletiva que favoreceu o surgimento de instintos sociais tribais. Vimos que a evolução cultural favoreceu o surgimento de grupos humanos razoavelmente coesos, que se diferenciavam dos demais grupos a partir de uma fronteira culturalmente estabelecida a partir de marcadores simbólicos. Esse isolamento cultural, aliado ao conflito inter-grupo e à imitação de culturas bem-sucedidas, eventualmente criou as circunstâncias necessárias para que a seleção de grupo se tornasse uma força importante na evolução humana.

Paulatinamente, e também como resultado desse processo, a psicologia social humana incorporou instintos sociais tribais, tornando possível a vida em comunidades muito mais complexas do que as de outros primatas. Note-se que estes também têm instintos sociais, requeridos para manter coesos grupos razoavelmente pequenos, com uma vida social baseada em laços de parentesco e de reciprocidade.

No caso humano, contudo, outros instintos são necessários. De acordo com Richerson e Boyd, a psicologia humana é preparada para lidar com um mundo estruturado

por normas. Isso ocorreu porque, na história evolutiva humana, havia um mundo previamente estruturado por normas, que exerceu uma pressão seletiva a favor de uma particular psicologia social. A evolução (biológica) dessa psicologia, por sua vez, possibilitou a evolução (cultural) de normas cada vez mais complexas, num longo processo de coevolução.

Sentimentos como a culpa e a vergonha tornam tão alto o custo da deserção para o indivíduo que a cooperação — agir de acordo com as normas — torna-se a opção mais racional. Esses instintos, contudo, não substituem os instintos sociais que compartilhamos com outros animais: eles foram superpostos em camadas diferentes da *psyché* humana e atuam concomitantemente. Os instintos tribais permitem a identificação com a comunidade a partir dos marcadores simbólicos e a cooperação em grupos cada vez maiores. Ao mesmo tempo, instintos que compartilhamos com outros animais tendem a favorecer a cooperação com pessoas aparentadas ou com as quais certos laços de reciprocidade se desenvolveram.

As instituições, a partir da perspectiva de Richerson e Boyd, são possibilitadas por essa psicologia que incorpora instintos sociais tribais. Por volta de 100 mil anos atrás — datação aproximada do surgimento das primeiras sociedades tribais —, esses instintos já deveriam ter evoluído. Mas o rápido crescimento das sociedades no Holoceno (de 12 mil anos atrás até agora), principalmente após o advento da agricultura, não deve ter sido acompanhado de uma grande evolução de características complexas como as associadas à psicologia (e sua base cerebral), em razão do curto espaço de tempo para que ocorra uma evolução biológica convencional, com base na herança genética. Por essa razão, os autores apostam na tese de que a psicologia humana não sofreu modificações significativas desde então. Em outras palavras, o surgimento de sociedades mais complexas se deveu mais a fatores propriamente culturais do que a fatores genéticos.

Isso não significa dizer que as sociedades modernas são idênticas às tribos do Pleistoceno, mas sim que elas se estruturam a partir de um modelo tribal semelhante, com hierarquias segmentadas, nas escolas, empresas, batalhões de exércitos etc. Cada segmento social pode ser compreendido como uma “tribo” que se organiza em torno de princípios adequados à nossa psicologia. Mesmo que pertençamos a várias comunidades diferentes, em cada uma delas interagimos em pequenos grupos, identificados por marcadores simbólicos.

Esses marcadores, além de possibilitarem a demarcação entre diferentes *tribos*, também conferem *legitimidade* às instituições, criando laços de *solidariedade* entre os membros das várias sub-culturas do grupo. Assim, mesmo que um militar atue com base nas normas e valores do grupo *exército*, ele também compartilhará certos marcadores com outros grupos, como o dos *professores* ou o dos *advogados* (por exemplo, essas três “tribos” podem compartilhar o fato de serem parte de um grupo maior, o dos *brasileiros*). Isso possibilita que o uso da força (agressão moral) também seja institucionalizado, tornando-a legítima. Desse modo, a sociedade pode operar a partir de normas morais e jurídicas

tidas como justas, em razão de espelharem marcadores simbólicos compartilhados por amplos grupos.²⁸

9 Uma crítica à psicologia evolucionista

A teoria da dupla herança rejeita uma tese associada à psicologia evolucionista e denominada, por Richerson e Boyd, de 'hipótese do grande erro' (*big-mistake hypothesis*). Essa hipótese supõe que o comportamento humano é mal-adaptativo no ambiente contemporâneo, por ser adequado em um ambiente ancestral radicalmente diferente. Nossa psicologia seria adaptada às exigências da vida no Pleistoceno, mas se tornou mal-adaptativa no ambiente de uma sociedade industrial.

Exemplos não faltam para ilustrar como o comportamento pode ser mal-adaptativo. Por exemplo, uma propensão ao alto consumo de açúcar — que poderia ser uma característica altamente adaptativa em nosso ambiente ancestral, onde não havia uma grande oferta de produtos com elevado teor de açúcar —, é claramente mal-adaptativa no ambiente contemporâneo. Outro exemplo é a busca por *status*, que nas sociedades pré-históricas e arcaicas era um elemento que conferia aos indivíduos a possibilidade de acasalar mais e, portanto, ter uma descendência maior. Nas sociedades industriais, contudo, as famílias de maior *status* são, paradoxalmente, as que têm menor número de filhos — nossa psicologia, moldada para a busca do *status*, passou a investir no sucesso profissional, mesmo que isso implique um menor sucesso reprodutivo.

Richerson e Boyd rejeitam essa explicação da psicologia evolucionista para o surgimento de comportamentos mal-adaptativos. Ao invés de retratá-los como *erros* de nossa psicologia, os autores defendem que são um subproduto inevitável do modo como funciona a herança cultural. Como vimos na primeira parte deste capítulo, se, por um lado, a acumulação cultural possibilita a adaptação rápida a diversos ambientes, por outro, ela favorece o surgimento de mal-adaptações, em razão de as variantes culturais poderem transmitir-se de maneira diferente do modo pelo qual os genes o fazem. Os genes se transmitem de maneira vertical (de pais para filhos) e, assim, a seleção natural atuando sobre a variação genética pode excluir os descendentes mal-adaptados.

As variantes culturais, por sua vez, transmitem-se tanto de maneira vertical como horizontal (entre indivíduos não-aparentados da mesma geração); ou mesmo se transmitem obliquamente (entre indivíduos não-aparentados de gerações diferentes). Essa diferença no canal de transmissão da informação enfraquece a força da seleção natural atuando sobre os genes: é o preço a ser pago pela possibilidade de uma adaptação mais rápida. A seleção natural atuando sobre as variantes culturais não pode eliminar a difusão de variantes mal-adaptativas, porque, às vezes, é extremamente difícil avaliar

²⁸Fábio Portela Lopes de Almeida desenvolveu posteriormente algumas das teses desta seção em particular, bem como sobre a evolução da moralidade, em várias publicações: Almeida (2013, 2014, 2015, 2016); Almeida & Abrantes (2012).

os custos da informação adaptativa (*costly information hypothesis*). Em outras palavras, pode ser caro demais para o indivíduo avaliar, previamente, se uma variante cultural será adaptativa ou não. O preço a ser pago por um sistema cognitivo capaz de adotar variantes culturais de modo mais barato, com base na aprendizagem social, é tornar-se suscetível a comportamentos mal-adaptativos.

Assim, Richerson e Boyd rejeitam a *hipótese do grande erro* e propõem uma explicação alternativa da mal-adaptação: a nossa capacidade de adaptação rápida com base na aprendizagem social por imitação (que possibilita, por sua vez, a acumulação cultural).

Mas Richerson e Boyd *curiosamente* não rejeitam as teses da psicologia evolucionista em sua integralidade. Os autores defendem, efetivamente, que as características básicas de nossa psicologia (instintos sociais, sensibilidade à marcação simbólica e instintos tribais) evoluíram justamente no Pleistoceno, e a estrutura das sociedades humanas e suas instituições foram moldadas para satisfazer às exigências de nossa psicologia social *e tribal*. Paradoxalmente, se a *hipótese do grande erro* não é aceita pelos autores como uma explicação para as mal-adaptações, o restante de sua teoria da cooperação humana parece se sustentar sobre o postulado central dessa hipótese: o de que a psicologia humana é, basicamente, a mesma desde o final do Pleistoceno.

Contudo, esse postulado parece contrariar uma implicação, que nos parece irrevogável, de uma teoria da dupla herança: a de que a evolução com base na herança cultural e a evolução com base na herança genética continuam influenciando-se mutuamente. Richerson e Boyd enfatizam a relevância dessa influência recíproca para a evolução da psicologia humana, quando se trata do passado remoto, mas não são tão assertivos no que diz respeito ao Holoceno, justamente o período em que a acumulação cultural tornou-se cada vez mais significativa e rápida (ver, contudo, Richerson et al. 2010)! Essa diferença de ênfase surpreende, tendo em vista que é bastante aceito, atualmente, que a coevolução gene-cultura é o processo que explica determinados traços fisiológicos pontuais, como a tolerância à lactose em vários grupos humanos, e que este processo se deu em períodos relativamente recentes. O argumento oferecido a esse respeito, que mencionamos acima, é que a evolução de um conjunto complexo de características interconectadas, como as associadas à psicologia humana, exige muito mais tempo para evoluir e condições favoráveis bastante raras.

10 Dupla herança e memética

A memética explora uma analogia com *o ponto de vista do gene*, que foi proposto por vários autores como o mais adequado para se compreender a evolução biológica (WILLIAMS, 1996; DAWKINS, 1989). Por analogia com esse ponto de vista, o *meme* teria o mesmo papel, na evolução cultural, do gene: o de replicador. O cérebro humano teria possibilitado o surgimento desses novos replicadores e, até hoje, seria o seu principal veículo, ao lado de outros. Desse *ponto de vista do meme*, a evolução cultural seria a

mudança nas frequências relativas dos memes, causada por sua capacidade intrínseca de replicação²⁹ e por um processo análogo ao da seleção natural.

Embora haja muitos pontos em comum entre a abordagem que propõem Richerson e Boyd e a memética, há também diferenças significativas. A principal diferença talvez resida na distinção replicador/veículo, proposta por Dawkins para a evolução biológica: seria ela também adequada para a construção de uma teoria da evolução *cultural*?

Tanto os defensores da memética como os seus críticos defendem que se não existir algo que cumpra a função de um replicador, não pode ocorrer evolução cultural cumulativa. A abordagem de dupla herança não requer, ao contrário, que uma variante cultural tenha as características de um replicador: a de ser discreto e pequeno como uma partícula, e independente de outros memes; a de ser um “todo estruturado” e, também, de replicar-se com alta fidelidade (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 80 et seq.).

Variantes culturais não se transmitem intactas, diretamente de um cérebro a outro. Elas causam o comportamento do agente que é o seu portador (que os memeticistas consideram ser um mero veículo) e esse comportamento pode vir a ser imitado por outro agente. Para tanto, este último tem que reconstruir (ou gerar de novo) a informação necessária para causar um comportamento similar. Esse processo é complexo, e dificilmente teremos como resultado uma informação em um cérebro idêntica, ou mesmo similar, à informação no outro cérebro (BOYD; RICHERSON, 2005, p. 429).

Ao se rejeitar que variantes culturais tenham as propriedades usualmente associadas a um meme, não se inviabiliza o projeto de construir uma genuína teoria darwinista da evolução cultural. Para Richerson & Boyd, essa teoria consiste, fundamentalmente, em aplicar o pensamento populacional à cultura. O que é essencial, para tanto, é que a cultura possa funcionar como um sistema de herança (um ponto que exploraremos na próxima seção). A teoria da dupla herança distingue-se, portanto, não só da memética como de posições defendidas por seus críticos, como Sperber dentre outros, de que uma teoria da evolução cultural requer, necessariamente, que se atribua às variantes culturais as propriedades dos replicadores, por analogia com a herança genética.

Vários autores acompanham Richerson e Boyd nesse ponto, argumentando que não é necessário que haja replicação com alta-fidelidade para que haja evolução.³⁰ Jablonka

²⁹Convém sublinhar que, a rigor, um meme não se auto-replica, e tampouco um gene. Ambos dependem, para isso, de um conjunto de recursos, em vários etapas e níveis de uma cadeia de desenvolvimento. Os memeticistas tendem a minimizar esse ponto, concedendo ao meme quase que o status de um agente autônomo (ver, a esse respeito, a discussão de GODFREY-SMITH, 2009, p. 160-2). No extremo oposto, os defensores da teoria dos sistemas em desenvolvimento não dão prioridade causal a nenhum recurso na cadeia de desenvolvimento: toda ela se replicaria, pela interação complexa entre os seus vários recursos. No caso da evolução cultural, os recursos da cadeia de desenvolvimento incluem: as variantes culturais, os processos psicológicos, o comportamento dos indivíduos (enquanto característica fenotípica), o ambiente (tanto físico quanto social) etc. A teoria da evolução construída por Richerson e Boyd se situa entre esses dois extremos, no tocante ao modo como se transmite a informação cultural. Ela dá grande importância, além disso, aos processos psicológicos que ocorrem no indivíduo portador de uma variante cultural, com os seus diversos vieses, e a seus efeitos populacionais.

³⁰Mameli, por exemplo, defende que não é necessário que o mecanismo de transmissão da informação seja de alta fidelidade (como é o caso do mecanismo genético) para que haja uma “herança evolutivamente

(2004) propõe, inclusive, que se dispense por completo a dicotomia replicador/veículo, ou replicador/interagente (proposta por D. Hull), e que o foco seja colocado, em vez disso, na especificação das propriedades dos vários sistemas de herança: genéticos e epigenéticos.

Outra diferença a ser assinalada é que a teoria da evolução cultural proposta por Richerson e Boyd especifica, de forma precisa, como diversos vieses psicológicos afetam a assimilação e transmissão das variantes culturais. Esses vieses são, por seu lado, produto da própria evolução³¹:

... os entusiastas do meme subestimaram a medida na qual a seleção natural moldou as mentes humanas para estruturar como e o quê nós aprendemos (LALAND; BROWN, 2002, p. 303; cf. p. 243, p. 311).

Um ponto a ser destacado é que a memética coloca toda a ênfase no viés de conteúdo, ou seja, à medida que a propagação de um meme, com um determinado conteúdo, é favorecida pela estrutura cognitiva do cérebro humano, que é o seu veículo. A teoria da dupla herança mostra que outros vieses, independentes do viés de conteúdo — como, por exemplo, o viés de seguir modelos —, podem ser muito mais importantes para explicar porque uma variante cultural aumenta a sua frequência na população:

... a aptidão mimética do meme (versus a aptidão genética) dependerá tanto de quão atraente é o seu conteúdo para os cérebros humanos quanto de como ele afeta a probabilidade de um indivíduo ser selecionado por outros indivíduos como um modelo cultural (HENRICH et al., 2008, p. 126).

Efetivamente, na abordagem da dupla herança, o sucesso da transmissão de uma variante cultural depende, também e sobretudo, nós diríamos, do sucesso do seu portador em servir de modelo para outros agentes — ou seja, do seu sucesso em transmitir essa variante através dos comportamentos que exhibe e da sua posição na rede de relações sociais.³² Ou seja, o sucesso do portador da variante cultural não se limita à sua aptidão

significativa” (2004, p. 65). Cf. Godfrey-Smith (2009, p. 5; p. 154-5); Lewens (2007, p. 13-16).

³¹ Um problema relevante diz respeito a como os diversos vieses psicológicos que afetam a transmissão cultural podem ter evoluído. Cada um deles requer um tratamento especial. A evolução de um viés conformista é central já que, como vimos, ele é um dos mecanismos envolvidos na persistência da variação cultural entre grupos e, portanto, torna a seleção no nível do grupo suficientemente intensa no caso da evolução humana. É bastante intuitivo que o conformismo (imitar o comportamento mais comum no grupo) pode ser uma boa estratégia em situações nas quais o indivíduo não é capaz de decidir individualmente a respeito do comportamento mais adaptativo. Modelos matemáticos construídos por vários autores vão ao encontro dessa intuição mostrando que o viés conformista evolui por seleção natural justamente nas mesmas condições ambientais em que a aprendizagem social é favorecida (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 122; RICHERSON, P. ; BOYD, R.; HENRICH, J., 2003), e que discutimos anteriormente no presente artigo.

³² Talvez pudéssemos falar, no caso, de uma *aptidão cultural*, mas este conceito teria que ser definido de forma precisa, como o seu correlato biológico (ver, por exemplo, SOBER, 2000, p. 215).

biológica.³³ Nesse contexto, é importante lembrar um tópico que discutimos nas seções anteriores: a seleção natural *atuando sobre a variação cultural* não se confunde com a seleção natural biológica clássica e, tampouco, com o que Cavalli-Sforza chama de *seleção cultural*.

Nesse contexto, Richerson & Boyd advertem para o risco que correm os memeticistas em inferir a aptidão de um meme tomando como evidência como ele se espalha na população, relativamente a outros memes. Fazer isso é ser alvo fácil de uma crítica clássica, feita no âmbito da evolução biológica: definir aptidão em termos de sucesso reprodutivo e este em termos daquela é incorrer em circularidade viciosa ou enunciar uma tautologia. Para evitar isso, Richerson e Boyd enfatizam a necessidade de se dar explicações causais detalhadas de porque certas variantes se propagam mais do que outras. Há que se investigar os processos psicológicos, sociais e ecológicos, em interação uns com os outros, para que se possa explicar porque certas variantes culturais mostram-se mais *aptas* do que outras (HENRICH et al., 2008, p. 120, 129) em uma particular situação. Como afirma Machery (2004, p. 2):

... a memética tem usualmente muito pouco poder explicativo. É demasiado frequente que as explicações meméticas se resumam à afirmação, nada informativa, de que um dado meme se espalhou pela população porque ele se reproduziu com sucesso. A questão essencial, 'O que faz com que uma variante cultural seja transmitida de modo preferencial?', é frequentemente escamoteada ou, quando não, é tratada com pura especulação. Boyd e Richerson, pelo contrário, sustentam suas visões na psicologia contemporânea (...) Modelos matemáticos que descrevem a difusão de ítems culturais numa população são baseados, principalmente, em hipóteses específicas sobre as mentes das pessoas, sobre a natureza da aprendizagem social humana.

Uma crítica, bastante comum, ao projeto de se construir teorias darwinistas da evolução cultural aponta uma desanalogia com a evolução genética: o caráter cego da origem da variação nesta última e o caráter dirigido da geração de uma variante cultural. Nesse contexto, é comum se falar do caráter *lamarckista* da evolução cultural em comparação com o caráter *darwinista* da evolução genética. Essa crítica também se baseia na busca, por vezes infrutífera, de analogias detalhadas entre as duas evoluções, como no casos vistos anteriormente a respeito das noções de replicador e de veículo. Enfatizamos, nas seções anteriores, que Richerson e Boyd reconhecem desanalogias importantes — as forças

³³Neste ponto, a memética e a teoria da dupla herança convergem e marcam sua posição frente à abordagem adotada pelos sociobiólogos (cf. SOBER, 2000, p. 213). Há, naquelas abordagens, a possibilidade de um *descolamento* da evolução cultural com respeito à evolução genética (em especial, a que é subjacente aos vários vieses da psicologia humana). A teoria da dupla herança coloca toda a ênfase nos processos de coevolução gene-cultura. A discussão que fizemos anteriormente sobre mal-adaptações — relacionada às novas modalidades, horizontal e oblíqua, em que pode dar-se a transmissão cultural —, é também central para esta discussão.

envolvidas na evolução cultural não são, todas elas, análogas às forças envolvidas na evolução genética. Em particular, a variação guiada tem um papel importante na teoria que propõem para a evolução cultural. Mas essa desanalogia não impede a construção de uma teoria genuinamente *darwinista* da evolução cultural, em que a seleção jogue um papel central (LEWENS, 2007, p. 11-12). Para que a seleção natural possa atuar é necessário somente que haja variação, não que haja variação *cega*:

A seleção ocorre *sempre* que há variação herdável que afeta a sobrevivência ou reprodução (transmissão). Não importa se a variação é aleatória (*random*). Na evolução cultural, diferentemente da evolução genética, a seleção natural pode competir com outros processos direcionais importantes criados pela psicologia humana. Em qualquer caso dado, é uma questão empírica se uma ou outra força irá predominar (HENRICH et al., 2008, p. 129).³⁴

Por outro lado, há que se reconhecer que forças aleatórias também jogam, por vezes, um papel central na evolução cultural, como discutimos antes neste capítulo.

De toda forma, Richerson e Boyd mostram que diferentes abordagens podem resultar em modelos formalmente equivalentes:

- a) avaliar a aptidão do ponto de vista do meme, ou seja, fazendo referência exclusiva às capacidades intrínsecas de transmissão de distintos memes;
- b) adotar a perspectiva do indivíduo que é o portador de uma variante cultural, colocando em destaque os seus vieses psicológicos e sua posição social, e o modo como afetam a transmissão dessa variante;
- c) referir-se à aptidão dos grupos que adotam distintos conjuntos de variantes culturais.

Adotar uma dessas perspectivas pode justificar-se por razões heurísticas e de conveniência, em determinadas situações (HENRICH et al., 2008, p. 127). Neste ponto, revela-se a atitude metodológica pluralista, tão característica da imagem de ciência que adotam Richerson e Boyd.

11 Dupla herança e construção de nichos

Na esteira das críticas de Lewontin ao adaptacionismo, a construção de nichos vem ocupando um espaço cada vez maior nas tentativas contemporâneas de reformular a teoria da evolução e aumentar o seu poder explicativo (LALAND et al., 2000).

Nessa literatura, fala-se de uma “tripla herança”: além da herança genética, haveria uma “herança ecológica” e, em muitas espécies, também uma herança cultural. Essas

³⁴Confira também Mameli (2004, p. 42; p. 65).

modalidades de herança interagiriam de forma complexa. A herança ecológica é apresentada como um “legado”, às futuras gerações, de modificações ambientais produzidas pela atividade dos organismos: a construção de nichos (ODLING-SMEE et al., 2003, p. 14, 245). Se esse legado atuar consistentemente ao longo das gerações, pode ter consequências evolutivas, pois altera as pressões seletivas sobre as populações que vivem nesses nichos.

Odling-Smee, um dos mais conhecidos articuladores dessa ideia, ao lado de muitos outros³⁵, chega a defender que se levarmos em devida conta a herança ecológica (através da construção de nichos), a evolução humana não pode, a rigor, ser vista como diferente da evolução de outras espécies. Ele critica, inclusive, a teoria da dupla herança de Richerson e Boyd por ser antropocêntrica e “espécie-específica” (ODLING-SMEE et al., 2003, p. 129; p. 250-2). Embora Odling-Smee admita que humanos têm uma “capacidade extraordinária” para a acumulação cultural, isso não configuraria uma diferença essencial: a construção *cultural* de nichos seria somente um processo, entre outros, de modificação ambiental, com implicações para a evolução em várias linhagens de animais.

A herança cultural interage, segundo Odling-Smee, não só diretamente com a herança genética, mas também de modo indireto, pela mediação dos nichos construídos culturalmente. Particularmente no caso humano, processos culturais, além de diversos processos genéticos e ontogenéticos, são causas do comportamento e têm impacto na construção de nichos, afetando a herança ecológica e, por essa via, mudando as pressões seletivas sobre uma população (ODLING-SMEE et al., 2003, p. 253). Ao final, por essa junção de processos, a composição genética da população pode alterar-se, exemplificando uma causalidade de tipo circular.³⁶

Richerson e Boyd reconhecem a importância da construção de nichos (ou do “ambiente transmitido”, expressão que preferem) e seus efeitos evolutivos. Também admitem que a cultura pode ser vista como uma modalidade de construção de nicho. Se for entendida dessa forma, a coevolução gene-cultura pode, em princípio, ser traduzida nos seguintes termos:

... os produtos da cultura tornam-se parte do ambiente seletivo dos genes, do mesmo modo como os genes tornam-se parte do ambiente seletivo da cultura (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 276, nota 4; p. 282, nota 30).³⁷

³⁵Por uma questão de economia, no que se segue, vamos nos referir somente a Odling-Smee, embora suas posições representem as de todo um grupo de pesquisadores comprometidos com a tese de que a construção de nichos deve ser encarada como um fator especial no processo evolutivo, irreduzível aos fatores usualmente invocados na explicação desse processo.

³⁶É comum que essa discussão aponte as limitações de uma concepção linear de causalidade, implícita no modo tradicional de conceber o processo evolutivo. Mesmo os defensores da existência de uma modalidade de herança cultural são acusados de se manterem apegados a essa concepção, não levando em devida conta a construção de nichos e a herança ecológica (ODLING-SMEE et al., 2003, p. 247, 253).

³⁷Confira também Lewens (2007, p. 14).

À primeira vista, esse processo seria análogo, portanto, à construção de nichos em outras tantas espécies e seus efeitos evolutivos. Por exemplo, a construção de diques por várias gerações de castores afetou, provavelmente, a sua anatomia tornando-os mais adaptados para nadar nos lagos formados por tais diques.

A analogia é só aparente, contudo, pois não temos (co-)evolução no caso dos castores. Em particular, não há dois sistemas de herança envolvidos, mas somente um: a herança genética da informação necessária para desenvolver a habilidade de construir diques!³⁸

Richerson e Boyd chamam a atenção, justamente, para o fato de que há diferentes tipos de construção de nicho, com diferentes propriedades e efeitos evolutivos. Por essa razão, eles resistem à tendência em se assimilar a cultura ao ambiente e se falar, genericamente, de 'nichos construídos culturalmente', como na tradução acima sugerida. Essa assimilação é rejeitada mesmo quando se trata de explicar a origem da variação entre grupos:

... provavelmente nem os genes nem o ambiente transmissível sejam suficientes para explicar a variação entre as sociedades humanas, deixando a cultura como o suspeito mais provável (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 21).

Acreditamos que há duas questões de fundo envolvidas nessa controvérsia. Embora estejam relacionadas, a bem da clareza, vamos distingui-las em nossa análise:

1. O termo 'herança' está sendo empregado com propriedade, e no mesmo sentido, quando se fala tanto de uma *herança* ecológica quanto de uma *herança* cultural?
2. Quais são as vantagens (explicativas, entre outras) em se tratar da dinâmica cultural com relativa autonomia, frente tanto à dinâmica ecológica como à dinâmica genética?

Teríamos que fazer uma incursão longa em tópicos de fundamentos em biologia evolutiva para poder lidar de forma cabal com essas questões, em particular a primeira. Nossa intenção aqui é mais modesta: fazer alguns apontamentos que permitam explicitar os pressupostos das várias posições assumidas e suas implicações para um tratamento do papel que desempenha a cultura na evolução humana, que é o tópico central deste capítulo.

No que diz respeito à primeira questão, hoje está bem estabelecido que há vários sistemas não-genéticos de herança que podem dar suporte a processos evolutivos genuinamente darwinistas.³⁹ Ou seja, há diferenças fenotípicas *herdáveis* que *não* são causadas

³⁸Lembrar que a noção de cultura adotada por Richerson e Boyd pressupõe que a informação seja transmitida por alguma modalidade de aprendizagem *social*. Se, no caso dos castores, a informação necessária para o desenvolvimento da habilidade de construir diques é transmitida somente por via genética, então esses diques (e os comportamentos associados) não podem, a rigor, ser considerados instâncias de cultura.

³⁹A literatura a respeito da herança não-genética é vasta e o interesse pelo assunto, crescente. Tiramos particular proveito da leitura dos seguintes textos: Brandon (1996); Mameli (2004); Jablonka (2006); Odling-Smee et al. (2003).

por diferenças genéticas. Para avançarmos nessa discussão, é preciso lembrar que *seleção* e *herdabilidade* são condições distintas, embora ambas necessárias para que se dê um processo evolutivo.

Sabemos que a seleção natural só atua se houver variação em determinada característica fenotípica (ou em várias delas); além disso, essa variação tem que afetar a aptidão dos indivíduos de uma população em certo ambiente (refletindo-se, por exemplo, em sua reprodução diferencial). Contudo, isso por si só *não* é suficiente para que se dê um processo evolutivo: só uma característica *herdável* pode evoluir.⁴⁰

A herdabilidade, por sua vez, supõe que haja algum mecanismo que mantenha a estabilidade da variação fenotípica entre as gerações (inter-geracional) — ou seja, que garanta que os descendentes sejam mais similares aos pais, com respeito a essa característica, do que aos demais indivíduos na população, e que essa similaridade mantenha-se por longos períodos.

É indiscutível que fatores ambientais (entendidos em um sentido amplo) estão implicados, ao lado dos fatores genéticos, no *desenvolvimento* das características fenotípicas dos indivíduos. O que está em questão é se há algum mecanismo que garanta a herdabilidade e, conseqüentemente, um processo *evolutivo* com base em legados ecológicos.

Precisamos de uma definição geral de herdabilidade, pois o que está em questão é justamente a existência de “variações epigenéticas herdáveis” (JABLONKA, 2004). Uma que nos atende bem é a seguinte: *herdabilidade* é

... a propriedade de características fenotípicas para as quais há variação estável entre gerações, independentemente desta variação ser causada geneticamente ou não (MAMELI, 2004, p. 36).

Brandon (1996, p. 80-1) distingue, por sua vez, duas grandes categorias de “mecanismos” de herança: o genético e o que ele denomina “transmissão fenotípica” de informação. Esta última é definida nos seguintes termos:

... qualquer modificação ambiental induzida parentalmente que tem o efeito de aumentar a similaridade pais-descendência com respeito a uma dada característica ou conjunto de características.

Notar que Brandon só inclui na sua definição de “transmissão fenotípica” aquelas modificações ambientais responsáveis pela herdabilidade de determinadas características. Quando essa condição não é atendida, vamos argumentar que não é apropriado falar de herança mas sim de *legado ecológico*.

Por exemplo, se o mesmo nicho construído é legado, indistintamente, a *todos* os indivíduos da geração seguinte, ele não é fator de estabilidade inter-geracional na *variação*

⁴⁰Para mais detalhes a esse respeito, consultar: Lewontin & Levins (2007, p. 286-7); Futuyma (1992, p. 210-216); Sober (2000, p. 9-11); Sober (1993, p. 147-155). Como este capítulo é voltado para a evolução cultural, a herdabilidade de características fenotípicas *comportamentais*, por meios não-genéticos, é especialmente relevante.

dos fenótipos desses indivíduos.⁴¹ Este é o caso dos diques construídos pelos castores. Não temos “transmissão fenotípica” da informação no sentido de Brandon e, consequentemente, não pode dar-se um processo evolutivo com base nesse legado ecológico. Somente quando se combinam variação e herança estável dessa variação, podemos falar em herdabilidade. Se não houver, portanto, algum mecanismo — envolvendo de forma central fatores ambientais —, que preserve através das gerações o padrão de variabilidade fenotípica na população temos, simplesmente, um *legado* ecológico.

Notar que aqui *não* está em questão se tais legados ecológicos podem modificar as pressões seletivas que atuam (aproximadamente) da mesma forma sobre todos os indivíduos de uma população! Não há controvérsia quanto a isso, e Odling-Smee tem razão em enfatizar a importância evolutiva dos legados ecológicos. Entretanto, Odling-Smee, ao usar o termo ‘herança’ como sinônimo de ‘legado’, oculta as diferenças entre o que pode e o que *não* pode funcionar como um sistema de herança. Ele afirma, por exemplo, que só existem dois legados: o genético e o de nichos construídos (ODLING-SMEE, 2003, p. 20, 377). Acreditamos que essa imprecisão motiva a resistência de Richerson e Boyd a assimilarem a cultura ao ambiente.

Uma questão interessante é se legados ecológicos podem dar suporte a uma variação estável *entre grupos* (mesmo que não gere variação *interna*, ou seja, entre os indivíduos de um mesmo grupo). Não temos, contudo, espaço para desenvolvê-la aqui.⁴²

Voltemos ao caso da construção *cultural* de nichos: ela pode dar lugar a um genuíno sistema de herança? Sabemos, pelo que foi dito acima, que não é suficiente que as variantes culturais causem diferenças fenotípicas (comportamentais, no caso) que afetem a aptidão dos indivíduos e que, portanto, sejam passíveis de seleção. É preciso, além disso, que essa variação nos fenótipos dos indivíduos, em função de adotarem diferentes variantes culturais, seja herdável.⁴³

É instrutivo, nesse tocante, o modo como Richerson e Boyd lidam com a tecnologia,

⁴¹Podemos imaginar situações mais complexas (independentemente de existirem exemplos reais delas), nas quais subgrupos (aparentados ou não) de uma geração constroem nichos *diferentes* e os legam, privilegiadamente, a determinados indivíduos da geração seguinte. A cada geração, esses diferentes nichos causariam diferentes trajetórias de desenvolvimento e seriam fator de variação fenotípica. Teríamos que imaginar, além disso, mecanismos de herança que mantenham de forma estável essa ligação a nichos particulares. Por exemplo, algo como um mecanismo de *imprinting* (ver MAMELI, 2004, p. 44-8). Não sabemos (além da referência ao *imprinting*, acima) se essa situação fictícia é realista na evolução biológica de determinadas espécies. De toda forma, isso mostra a importância de se distinguir diferentes tipos de construção de nicho e seus respectivos mecanismos de estabilidade inter-geracional da variação fenotípica. No caso da cultura, os vieses psicológicos (particularmente o viés conformista e o viés de seguir modelos), podem manter a estabilidade, através das gerações, de uma determinada distribuição de variantes culturais na população (LEWENS, 2007, p. 12). As variantes poderiam, talvez, ser distinguidas em termos de diferentes *nichos culturais* (cf. STERELNY, 2006, p. 152-155). Haveria que se distinguir, no entanto, a herdabilidade no plano dos indivíduos e no plano dos grupos.

⁴²Legados ecológicos podem ser fator de variação entre grupos, mesmo que não o sejam entre os indivíduos de cada um deles — grupos que, por hipótese, herdem diferentes nichos construídos. Nessa medida, tais grupos são passíveis de seleção natural *atuando nesse nível*. Se, além disso, essa variação entre grupos for herdável, podemos ter um processo evolutivo dando-se nesse nível. Ver Mameli (2004, p. 57-8).

⁴³Há quem defenda que essas condições só podem ser satisfeitas comprometendo-se o que seria próprio à cultura (e.g. LEWONTIN; LEVINS, 2007, p. 280, 290).

que, nas suas palavras, “... é cultura, não ambiente” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 29). Eles exemplificam essa questão com o caso da tecnologia humana que, para eles, é passível de uma dinâmica evolutiva (relativamente) autônoma e, nessa medida, deve ser separada do ambiente seletivo.⁴⁴ A tecnologia produzida por uma geração (e.g. instrumentos, agricultura, cidades, estradas etc.) e o modo como altera o ambiente é, em maior ou menor grau, legada às gerações seguintes. Esse mero legado — envolvendo o ambiente físico modificado pela tecnologia e incorporando, além disso, um conjunto de artefatos —, por si só não pode dar suporte a um processo de evolução cultural (no caso, tecnológica) pelas razões apontadas acima: o mesmo nicho construído é legado, indistintamente, a *todos os indivíduos* da geração seguinte não sendo, portanto, um fator de variação fenotípica entre eles e de estabilização inter-geracional dessa variação.⁴⁵

Portanto, para que possa haver *evolução* cultural (tecnológica, no caso)⁴⁶ tem que haver algum mecanismo de transmissão da informação que gere variação fenotípica e que estabilize essa variação de uma geração para a seguinte. Um mecanismo desse tipo é a aprendizagem social: a cada geração, os indivíduos ingênuos adquirem, de outros indivíduos mais experientes, a informação de como produzir tecnologia. Essas variantes culturais se replicam através da aprendizagem social e do ensino.⁴⁷

Comparemos com o caso dos castores: eles constroem diques e legam às gerações seguintes esse nicho. Mas não há replicação dos diques dos castores e, tampouco, esses diques transmitem a informação necessária para que sejam construídos (ou reconstruídos). Essa informação é transmitida, de uma geração a outra, pelo genes dos castores, e não por outros canais. Não faz sentido se falar, neste caso, de uma herança cultural, condição para que se dê uma evolução desses diques.⁴⁸

Odling-Smee reconhece que a herança cultural difere da herança ecológica em muitos aspectos, em particular no que diz respeito à possibilidade de transmissão de informação:

⁴⁴Outros animais certamente usam e produzem instrumentos, mas estes não são passíveis de uma dinâmica evolutiva, pelas razões discutidas anteriormente neste capítulo.

⁴⁵Apesar disso, o legado de um nicho construído pode dar suporte à evolução cultural no nível do grupo. As diferenças entre dois grupos, decorrentes de nichos construídos culturalmente ao longo de várias gerações, podem gerar pressões seletivas levando à formação de grupos cujos indivíduos podem ter variantes culturais e genéticas distintas. Cf. Godfrey-Smith (2009, p. 154-5).

⁴⁶Uma questão pertinente que coloca Machery (2004) é quanto ao caráter excessivamente geral da teoria de Richerson e Boyd. Talvez haja particularidades nos vários tipos de variantes culturais (tecnológicas, científicas etc.), exigindo teorias especiais para cada tipo de evolução cultural. Ver também Boyd e Richerson (2005, p. 378).

⁴⁷O fato de que a transmissão cultural pode dar-se não só verticalmente, mas também horizontal e obliquamente, introduz complicadores no tratamento da herdabilidade. Esperamos que as discussões anteriores sobre os vários vieses psicológicos, envolvidos na aquisição e transmissão de cultura no caso humano, tenham deixado claro a dimensão do problema.

⁴⁸Se houver alguma evolução, no caso dos castores, seria da *habilidade para construir diques* (ou do comportamento associado). Entretanto, esse processo não tem a ver com o legado dos próprios diques, nem com um mecanismo de herança cultural, mas sim com o modo como se dá a herança genética que está na base dessas habilidades. Temos, aqui, um caso clássico de transmissão *genética* de informação e de herdabilidade *por esse canal*, ou seja, de estabilidade inter-geracional da variação em determinadas características, no caso, comportamentais.

Embora a herança cultural difira claramente, em vários aspectos importantes, da herança ecológica — o mais notável sendo o conteúdo informacional da primeira —, ela pode, entretanto, gerar modificações nas pressões seletivas naturais (2003, p. 129).

Mas, nesta passagem, não se trata das bases para uma eventual herdabilidade ecologicamente induzida, mas sim dos efeitos evolutivos das mudanças nas pressões seletivas em função de *legados* ecológicos, o que não está em questão.

Pelo menos no caso da cultura humana, há transmissão relativamente fidedigna de informação por imitação e pelo ensino, o que, como vimos, possibilita que a cultura evolua e se acumule ao longo das gerações.⁴⁹ Para que se estude as forças especiais envolvidas nessa dinâmica evolutiva — ao que tudo indica espécie-específica —, a cultura não pode ser, pura e simplesmente, assimilada ao ambiente:

... agregar a cultura a outras influências ambientais conduz a que se ignore os novos processos evolutivos que são criados pela cultura (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 11).

Isso nos leva à segunda questão, colocada no início. Já discutimos exaustivamente que Richerson e Boyd consideram a teoria da dupla herança genuinamente darwinista por resultar da aplicação do pensamento populacional, por analogia com sua aplicação no caso da evolução biológica com base no mecanismo clássico de herança genética. Modelos construídos nesses termos permitem investigar os processos que se dão no ciclo de vida de cada indivíduo e, em seguida, calcular como se refletem no plano populacional o que, por sua vez, tem efeitos no que se passa no nível dos indivíduos, e assim por diante. Se assimilamos a cultura ao ambiente, esse tipo de modelagem não pode ser aplicada e perde-se de vista a complexidade dos processos evolutivos, que envolvem esses vários níveis de análise e etapas.

Richerson e Boyd rejeitam, portanto, um ambientalismo uniformizante, por impedir que se perceba a cultura como um sistema não-genético de herança, no caso humano pelo menos, e que deve ser distinguida de outras modalidades de construção de nichos.⁵⁰

Na nossa avaliação, Richerson e Boyd propõem o melhor programa, entre os atualmente disponíveis, para compreender a evolução humana em sua especificidade, com

⁴⁹Via de regra, no caso humano pelo menos, essa informação tampouco é adquirida individualmente, em uma única geração, a partir de um *input* ambiental. De toda forma, sabemos que só a aprendizagem social por imitação pode dar suporte a um processo de evolução cultural cumulativa (Cf. STERELNY, 2006, p. 156-158; p. 161).

⁵⁰Agradecemos a Robert Boyd pelas conversas que tivemos na UCLA e que permitiram esclarecer vários aspectos da teoria da dupla herança. As discussões com os alunos de dois cursos de pós-graduação em filosofia da biologia, e também nos encontros do grupo *cultura e evolução*, na UnB, durante os anos 1997-98, foram enriquecedoras. Tiramos particular proveito, para escrever o presente capítulo, dos trabalhos de Nurit Bensusan sobre construção de nichos, e de André Bertran sobre modelagem matemática das origens da cultura. Essas pessoas não são responsáveis pelas interpretações e críticas expressas neste capítulo. Um dos autores agradece ao CNPq por uma bolsa de pesquisa que viabilizou a realização deste trabalho e sua apresentação em vários fóruns, no Brasil e no exterior.

base em um duplo processo de herança. Esperamos que este capítulo tenha dado uma ideia dos muitos problemas, empíricos e conceituais, que esse programa enfrenta, em confronto com outros programas — como é de se esperar de uma atividade científica que não esteja estagnada. A formulação dos problemas que surgem nesse confronto de programas, e internamente a cada um deles, bem como a exploração do espaço de soluções possíveis, é também campo fértil para uma atividade propriamente filosófica.⁵¹

Referências bibliográficas

ABRANTES, P. A psicologia de senso comum em cenários para a evolução da mente humana. *Manuscrito: Revista Internacional de Fililosophia*, v. 29, n. 1, p. 185-257, jan./jun. 2006.

ABRANTES, P. La imagen filosófica de los agentes humanos y la evolución en el linaje homínido. In: LABASTIDA, J.; ARECHIGA, V. *Identidad y diferencia*. México: Siglo XXI. v. 3. No prelo.

ABRANTES, P. Methodological issues in the dual inheritance account of human evolution. In: Martínez- Contreras, J. & A. Ponce de León A. (eds.), *Darwin's Evolving Legacy*. México, D.F : Siglo XXI editores -Universidad Veracruzana, 2011a, p. 127-143.

ABRANTES, P. Culture and transitions in individuality. In: Dutra, L. H. & Meyer Luz, A. (orgs.), *Temas de Filosofia do Conhecimento*. Coleção Rumos da Epistemologia, v. 11. Florianópolis: NEL/UFSC, 2011b, p. 395- 408.

ABRANTES, P. Human Evolution: Compatibilist Approaches. In: Krause, Décio; Videira, Antonio (orgs.), *Brazilian Studies in Philosophy and History of Science: an account of recent works*. *Boston Studies in the Philosophy of Science*, v. 290, 2011c, p. 171-184.

ABRANTES, P. Human evolution and transitions in individuality. *Contrastes, Revista Internacional de Filosofía*. Suplemento: Filosofía actual de la biología. Antonio Dieguez y Vicente Claramonte (eds.). Suplemento, v. xviii, 2013a, p. 203-220.

ABRANTES, P. Evolução humana: estudos filosóficos. *Rev. Filos. Aurora*, Curitiba, v. 25, n. 36, p. 75-105, jan./jun. 2013b.

ABRANTES, P. Natureza e Cultura. In: Abrantes (org.) *Ciência & Ambiente*, n. 48, jan./jun. 2014a, p. 7-21. Número especial sobre 'Evolução Humana'.

ABRANTES, P. Conflito e cooperação na evolução humana. In: Abrantes (org.) *Ciência & Ambiente*, n. 48, jan./jun. 2014b, p. 289-301. Número especial sobre 'Evolução Humana'.

⁵¹ Paulo Abrantes desenvolveu várias das teses aqui discutidas em artigos publicados posteriormente e que remetem à teoria da dupla herança: Abrantes (2011a, 2011b, 2011c, 2013a, 2013b, 2014a, 2014b); Abrantes, no prelo (México); Abrantes (2018), no prelo; Bernal & Abrantes, no prelo.

ABRANTES, P. Evolución cultural. In: Jorge Galindo & Maximiliano Martínez (orgs.) *Conceptos de la biología evolutiva para las ciencias sociales y las humanidades*. Universidad Autónoma Metropolitana, México. No prelo.

ABRANTES, P. Uma mente embebida na cultura. *Revista de Filosofia Moderna e Contemporânea* (Brasília-UnB), v. 6, n. 1, 2018. No prelo.

ALMEIDA, F. P. L. de. As origens evolutivas da cooperação humana e suas implicações para a teoria do direito. *Revista Direito GV*, v. 17, p. 243-268, 2013.

ALMEIDA, F. P. L. de. The Emergence of Constitutionalism as an Evolutionary Adaptation. *Cardozo Public Law, Policy, and Ethics Journal*, v. 13(1), p. 1-96, 2014.

ALMEIDA, F. P. L. de. A Teoria dos Sistemas entre a Sociologia e a Biologia. *Ciência & Ambiente*, v. 48, p. 257-269, 2015.

ALMEIDA, F. P. L. de. *Constitution: the Evolution of a Societal Structure*. Tese (Doutorado em Direito) - Programa de Pós-Graduação em Direito. Brasília: UnB, 2016.

ALMEIDA, F. P. L. de; Abrantes, P. A teoria da dupla herança e a evolução da moralidade. *Principia* (Florianópolis. Online), v. 16, p. 1-32, 2012.

AXELROD, R. M. *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books, 1984.

BINMORE, K. *Natural justice*. New York: Oxford University Press, 2005.

BLACKMORE, S. *The meme machine*. Oxford: Oxford University Press, 2000.

BOEHM, C. *Hierarchy in the forest: the evolution of egalitarian behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1999.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. Gene-culture coevolution and the evolution of social institutions. In: ENGEL, C.; SINGER, W. *Better than conscious? Decision making, the human mind, and implications for institutions*. Cambridge: MIT Press, 2008.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. Memes: universal acid or better mousetrap? In: AUNGER, R. (Ed.). *Darwinizing culture: the status of memetics as a science*. Oxford: Oxford University Press, 2000. p. 143-162.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. *The origin and evolution of cultures*. Oxford: Oxford University Press, 2005.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press, 1985.

BOYD, R.; SILK, J. B. *How humans evolved*. 4th ed. New York: Norton, 2006.

- BRANDON, R. N. Phenotypic plasticity, cultural transmission, and human sociobiology. In: BRANDON, R. N. *Concepts and methods in evolutionary biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. p. 69-84.
- CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M. *Baboon metaphysics: the evolution of a social mind*. Chicago: The University of Chicago Press, 2007.
- DIAMOND, J. *Armas, germes e aço*. Rio de Janeiro: Record, 2002.
- DONALD, M. *A mind so rare: the evolution of human consciousness*. New York: Norton, 2001.
- DONALD, M. *Origins of the modern mind: three stages in the evolution of culture and cognition*. Cambridge: Harvard University Press, 1991.
- DUNBAR, R. On the origin of the human mind. In: CARRUTHERS, P.; CHAMBERLAIN, A. *Evolution and the human mind: modularity, language, and meta-cognition*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 238-253.
- DUPRÉ, J. *Darwin's legacy: what evolution means today*. New York: Oxford University Press, 2003.
- EHRlich, P. R. *Human natures: genes, cultures, and the human prospect*. Washington: Island Press, 2000.
- FUTUYMA, D. J. *Biologia evolutiva*. 2. ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992.
- GODFREY-SMITH, P. *Complexity and the function of mind in nature*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- GODFREY-SMITH, P. *Darwinian populations and natural selection*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- HENRICH, J.; BOYD, R.; RICHERSON, P. Five misunderstandings about cultural evolution. *Human Nature*, v. 19, p. 119-137, 2008.
- HENRICH, J.; MCELREATH, R. The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology*, v. 12, p. 123-135, 2003.
- HUMPHREY, N. The social function of intellect. In: BYRNE, R. W.; WHITEN, A. (Ed.). *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Oxford: Clarendon Press, 1988. p. 13-26.
- JABLONKA, E. From replicators to heritably varying phenotypic traits: the extended phenotype revisited. *Biology and Philosophy*, v. 19, n. 3, p. 353-375, Jun. 2004.

JABLONKA, E.; LAMB, M. J. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2006.

LALAND, K. N.; BROWN, G. R. *Sense and nonsense: evolutionary perspectives on human behaviour*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

LALAND, K. N.; ODLING-SMEE, J.; FELDMAN, M. W. Niche construction biological evolution and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 23, n. 1, p. 131-146, Feb. 2000.

LEWENS, T. Cultural evolution. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2007. Disponível em: <<http://plato.stanford.edu/entries/evolution-cultural>>. Acesso em: 17 nov. 2009.

LEWONTIN, R.; LEVINS, R. Does culture evolve? In: LEWONTIN, R.; LEVINS, R. *Biology under the influence: dialectical essays on ecology, agriculture, and health*. New York: Monthly Review Press, 2007. p. 267-296.

MACHERY, E. *Reviewed: the origin and evolution of cultures*. Disponível em: <<http://ndpr.nd.edu/review.cfm?id=3241>>. Acesso em: 26 set. 2008.

MAMELI, M. Nongenetic selection and nongenetic inheritance. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 55, n. 1, p. 35-71, 2004.

MITHEN, S. J. *A pré-história da mente: uma busca das origens da arte, da religião e da ciência*. São Paulo: UNESP, 1996.

ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.

PREMACK, D.; WOODRUFF, G. Does the chimpanzee have a theory of mind? In: BYRNE, R.; WHITEN, A. (eds.) *Machiavelian intelligence*. Oxford: Clarendon Press, 1988. p. 160-179. Publicado originalmente em 1978.

RICHERSON, P. J.; BOYD, R. *Not by genes alone: how culture transformed human evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.

RICHERSON, P. J.; BOYD, R.; HEINRICH, J. Cultural evolution of human cooperation. In: HAMMERSTEIN, P. (Ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003.

RICHERSON, P. J.; BOYD, R.; HEINRICH, J. Gene-culture coevolution in the age of genomics. *PNAS*, v.107, suppl.2., (11 Maio), p.8985-8992, 2010.

RIDLEY, M. *As origens da virtude: um estudo biológico da solidariedade*. Rio de Janeiro: Record, 2000.

ROGERS, A. R. Does biology constrain culture? *American Anthropologist*, v. 90, n. 4, p. 819-831, 1988.

ROSAS, A. El entorno ancestral de las normas de equidad. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 312.

SOBER, E.; WILSON, D. S. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1998.

STERELNY, K. Memes revisited. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 57, n. 1, p. 145-165, 2006.

TOMASELLO, M. *The cultural origins of human cognition*. Cambridge: Harvard University Press, 1999.

ÉTICA EVOLUCIONISTA: EL ENFOQUE ADAPTACIONISTA DE LA COOPERACIÓN HUMANA

Alejandro Rosas*

1 La explicación de la moral

“Ética evolucionista” es una etiqueta utilizada en filosofía para referirse al proyecto científico de proporcionar una *explicación* seleccionista o adaptacionista del comportamiento moral y sus mecanismos subyacentes. La filosofía ha mostrado interés en este proyecto, principalmente por sus implicaciones meta-éticas o metafísicas, como por ejemplo sus implicaciones respecto del problema de la justificación u objetividad de la moral, o del problema de la libertad y el determinismo. En cambio, ha sido menor el interés en los detalles de la explicación y en un examen de la empresa explicativa con criterios internos a ella misma. En esta exposición me interesan, en efecto, los detalles de la explicación científica misma y dejo a un lado los problemas típicamente filosóficos. Conviene explicitar aquí las razones de este proceder, que podría parecer inapropiado, pues muchos considerarían el problema de la justificación o de la objetividad de las normas morales como un problema ineludible en este contexto.

En primer lugar, el problema clásico de la justificación de la moral no parece tener solución salvo que la justificación se integre de algún modo en un contexto explicativo (lo mismo vale para la justificación del conocimiento). La justificación de conductas, reglas o políticas de acción apela a principios morales. Estos, a su vez, pueden justificarse apelando a otros principios igualmente morales aunque más básicos. Pero el proceso de justificación así concebido debe llegar a un fin, es decir, a unos principios que ya no pueden justificarse moralmente derivándolos de otros. Si al llegar a ese punto insistimos

* A tradução deste capítulo encontra-se na parte II, texto H.

en preguntar por la legitimidad del principio, como quería G. E. Moore, la pregunta adquiere otro carácter. Ya no estaríamos preguntando ¿por qué es bueno lo que el principio manda?, sino más bien ¿por qué creemos que lo que el principio manda es bueno? Ante esta pregunta es legítimo dar una respuesta que explique nuestras creencias apelando a asuntos que, si bien deben ser relevantes para el principio moral en cuestión, no tienen que ser ellos mismos criterios morales. Los asuntos que se consideren relevantes para una creencia moral pueden variar de época en época y según la cosmovisión subyacente. Podría tratarse de la procedencia divina de una creencia moral, o de su origen evolutivo. Una tercera opción apelaría a una intuición intelectual en la esperanza de evitar presuponer una cosmovisión concreta. Esta estrategia sería, en mi opinión, dilatoria, pues si el intuicionista postula la existencia de valores objetivos requiere el soporte de alguna cosmovisión. Sea como sea, las explicaciones ofrecidas para las creencias morales, cuando ya no apelan a otras creencias morales, apelan a aspectos de la realidad que en el universo de quien pregunta se acreditan como relevantes. En ese caso la explicación de la creencia contiene un elemento de justificación por coherencia, por la inserción de lo explicado en una visión abarcadora. Justificación y explicación se revelan entonces como parte de un mismo discurso, y no cabe pensar en términos de una contraposición entre ambas.

Así, la explicación de por qué creemos en ciertos principios morales básicos, como el de la imparcialidad, podría apelar, en una cosmovisión naturalista, a rasgos estables (en un grado por establecer) de la naturaleza humana en tanto producto de la evolución por selección natural. Estos a su vez, se establecerían en coherencia con principios internos a la biología evolucionista y a otras ciencias que se consideren relevantes para establecer hechos sobre esos rasgos — por ejemplo la psicología y la antropología. La coherencia de nuestras creencias morales básicas con los hechos relevantes establecidos por esas ciencias le da a la explicación un carácter justificante.

Pero no se trata, obviamente, de una justificación moral. En este punto es importante aclarar que los autores paradigmáticos de la filosofía moral moderna confirman el rol que atribuyo aquí a las explicaciones justificantes no-morales. Es obvio, por ejemplo, que Hume nunca buscó justificar moralmente los principios básicos de la moral. Sí se ocupó, en cambio, de su explicación psicológica y social. Y en cuanto a Kant, si bien buscaba una justificación no-naturalista de la ley moral, no era una justificación moral lo que buscaba. Su hipótesis inicial era que la ley moral debía *derivarse* de la libertad trascendental, entendida como causa espontánea opuesta a la acción heterogénea de las causas naturales. Aceptando el carácter no-naturalista de esa derivación, también es obvio que no es una justificación moral, es decir, no es la derivación de un principio moral partiendo de otro principio moral. Y aunque Kant finalmente renunció a “justificar” la ley moral apelando a la libertad trascendental, lo que ofreció a cambio se entiende plausiblemente — aunque no es el lugar para argumentarlo — como una *explicación* de nuestras evaluaciones morales cotidianas en tanto resultados de un acto espontáneo,

emanado de la Razón Pura, y accesible a la conciencia por encima de cualquier intento de distorsión u ocultamiento (*Factum*).

El carácter explicativo del proyecto científico no lo hace fundamentalmente distinto de lo que los grandes filósofos emprendieron como filosofía moral. Ahora, tratándose de explicaciones científicas de fenómenos complejos como es el caso de la moral, se requiere de un gusto por la especulación y una disposición a arriesgar concepciones sobre la base de una evidencia fragmentada y frugal. En cierto modo, los filósofos reciben un entrenamiento que se adapta, o quizás se “exapta”, para estos casos. Aunque se les acusa de elaborar concepciones de escritorio sobre el mundo, a menudo es indispensable poder elaborarlas de ese modo, con la única evidencia del sentido común o del “mundo de la vida”, aunque se trate de uno científicamente informado. Pues al abordar un problema nuevo, la ciencia carece de datos específicos y teorías contrastadas. Pero como se requiere siempre de alguna concepción para aproximarse a un fenómeno, las primeras concepciones suelen tener un carácter especulativo o filosófico. En último término, esta es la justificación para abordar, como filósofo, un tema científico que es todavía, en buena medida, especulativo.

2 Evolución de normas morales

Comienzo reseñando brevemente el pensamiento de dos autores que son ya clásicos y que, si bien pertenecen al campo de la ciencia más que al de la filosofía, abordaron el tema de la evolución de la moral con la requerida dosis de osadía filosófica. Se trata, por un lado, de Charles Darwin y de sus reflexiones sobre la evolución de la moral en *El Origen del Hombre* (1871) (en adelante, *OH*); y por otro lado, de Robert Trivers y su artículo clásico “La evolución del altruismo recíproco” (1971). Trivers es omnipresente en la literatura científica sobre la evolución de la moral. Figura como el co-inspirador de un programa de investigación que utiliza la teoría de juegos, en versión evolucionista (TJE), para indagar por el carácter adaptativo, es decir, la estabilidad de las estrategias cooperativas en competencia reproductiva con otras menos cooperativas. La TJE asigna utilidades o pagas a las estrategias en interacción; las hace interactuar al azar por un número grande de generaciones; hace una equivalencia entre utilidades y éxito reproductivo; y calcula su éxito al final del proceso. En las simulaciones computacionales de estos procesos evolutivos, el altruismo recíproco propuesto por Trivers demostró sus cualidades robustas para algunos tipos de interacción social. Los desarrollos ulteriores son, en cierto modo, y dicho en jerga filosófica, notas a pie de página de ese artículo clásico. La omnipresencia de Trivers es justificada. Darwin, en cambio, es raramente mencionado. Se le recuerda por haber anticipado la importancia del problema del altruismo como se concibe hoy, y su conexión con el problema de los niveles y unidades de selección.

En mi opinión, los continuadores contemporáneos de este proyecto no han tomado

cabal consciencia de lo que constituye el aporte más promisorio de ambos. Sus teorías no se limitaron a predecir la utilidad biológica de rasgos *conductuales* cooperativos, sino que abordaron el tema de los *mecanismos psicológicos* y sociales que controlan ese comportamiento (ROSAS, 2007). En ambos autores juega un rol importante el complejo normas-emociones-sanciones (formales/informales), que hoy empieza a ocupar, de nuevo, gracias a la simbiosis con la economía experimental, un lugar central en las explicaciones evolucionistas más difundidas de la conducta moral humana (FEHR; FISCHBACHER, 2004). Ello confirma el alcance visionario y pionero de ambos autores.

2.1 Darwin

De manera clara, pero articulada sin los tecnicismos que hoy podríamos exigir, Darwin atribuye a las normas un rol central en su concepción de moral por explicar. El rol que le atribuyó a las normas puede pasar desapercibido, porque Darwin también trató a la conciencia moral como un “instinto social” que se expresa sobre todo en sentimientos. Pero normas y sentimientos morales son parte de un mismo complejo psicológico y así los asumió Darwin. Comienza su reflexión el capítulo 4 del *OH* citando un conocido elogio de Kant al deber, en su *Crítica de la Razón Práctica*: “¡Deber!... tú que obras con sólo mostrar tu ley desnuda en el alma... y ante quien enmudecen los apetitos, por mucho que en secreto se rebelen” (*CRPr.*, L. I, cap 3). Explica así el significado de la palabra “deber”: “La imperiosa palabra ‘deber’ parece sólo implicar la conciencia de la existencia de una regla de conducta” (DARWIN, 1989, 116).¹ Darwin había escrito ‘instinto persistente’ en lugar de ‘regla de conducta’ en la primera edición (ver más detalles en RICHARDS, 1987, p. 220, 225); pero el cambio no es un simple acomodo a las críticas. No cabe duda que Darwin concibió al instinto social humano como una regla prescriptiva, como un genuino imperativo. Ya en la primera edición había explicado su contenido intencional en términos de una regla que prescribe el “bien común”. Define el bien común objetivamente como “hacer florecer el mayor número de individuos con pleno vigor y salud, con todas sus facultades perfectas” (DARWIN, 1989, p. 121). El bien común es el bien de un grupo, si bien pequeño (tribu) (DARWIN, 1989, p. 98, 106, 108, 117). Algunos sostienen por ello que tenía en mente un principio moral de tipo utilitarista antes que kantiano, i.e., un principio según la cual el individuo puede legítimamente ser sacrificado por el bien del grupo. Sin embargo, dudo que Darwin tuviera un principio de este tipo en mente. Como veremos en un momento, la moral que Darwin pone como objetivo de su explicación seleccionista no prohíbe un egoísmo legítimo que es compatible con la moral y que protege al individuo de las arbitrariedades del colectivo; prohíbe el tipo de egoísmo moralmente reprobable que genera los dilemas sociales y cuya supresión es requerida para resolverlos.

¹ En lo que sigue los números entre paréntesis se refieren a las páginas originales del *Origen del Hombre*, 2da edición revisada y aumentada de 1877, reimpressa en Darwin (1989).

No quede duda, entonces, de que Darwin quería explicar *principios o normas* morales. Por otro lado, las normas morales son para Darwin inseparables de los sentimientos debido a su función como supresoras del egoísmo, generador de dilemas sociales. Darwin atribuye un papel muy importante al arrepentimiento o remordimiento que acompaña la conciencia de haber violado una norma moral. También el papel que atribuye a la alabanza y el reproche (*praise and blame*) en el capítulo 5 del *OH* destaca el rol de los sentimientos morales, y en particular su conexión con la sanción social y pública. En últimas, el complejo de normas-sentimientos morales-sanciones públicas sustenta la práctica social de alabanza y reproche que, según Darwin:

“...influyó al hombre primitivo desde tiempos muy remotos. Es obvio que los miembros de una misma tribu aprobarían la conducta conducente al bien común, y desaprobaban la que pareciese mala. Hacer el bien a otros — hacer a otros como quisieras que te hagan — es el fundamento de la moral.”
(DARWIN, 1989, p. 131-132).

Mediante la alabanza y el reproche dirigidos a velar por el cumplimiento de normas conducentes al bien común, Darwin pone el problema de la provisión de bienes públicos y la solución a los dilemas sociales en el núcleo de la moral. Los dilemas sociales entraron al núcleo de la filosofía moral y política moderna con las obras de Hobbes y de Hume. Característico de ellos es que, en un grupo grande, no-cooperar paga más que cooperar sin importar lo que hagan otros; de ahí que cooperar en la provisión de un bien público sea “irracional” porque expone al individuo a ser explotado por egoístas o gorriones (*free-riders*); pero si se opta por no-cooperar, el resultado colectivo es que todos pierden porque el bien no se provee (DAWES, 1980). Darwin mencionó el sacrificio individual en defensa de la tribu en la guerra, que cabe perfectamente dentro de la definición de bien público: contribuyentes y no-contribuyentes se benefician por igual, pero sólo los contribuyentes incurren en costos. Es racional, y también biológicamente más apto, no contribuir; pero si nadie o muy pocos contribuyen, el bien público no se provee y todos pierden. Darwin reflejó el dilema social en la provisión de un bien público en su concepción de la selección natural: el comportamiento que produce el bien público favorece biológicamente al grupo, pero es perjudicial para el individuo. Lo que en la teoría de la evolución del comportamiento social se conoce como la “paradoja del altruismo” alude al mismo fenómeno que los científicos sociales conocen como la anomalía de la cooperación en situaciones de dilema social: toda sociedad humana produce bienes públicos en mayor o menor grado, y ello, sin embargo, parece contradecir los paradigmas explicativos del egoísmo racional y de la selección individual.

Como solución a la paradoja, Darwin plantea en el capítulo 5 del *OH* que la selección natural pudo haber actuado al nivel de la tribu (grupo). Darwin sostiene allí que las luchas inter-tribales del pasado ejemplifican procesos prolongados de competencia entre grupos. Una disposición biológica a contribuir a bienes públicos evolucionaría por el

beneficio producido a los grupos y por la competencia entre grupos, a pesar del perjuicio, al menos *prima facie*, para el individuo. Usualmente se toman estas afirmaciones como una defensa de la evolución de la moral por una fuerza de selección inter-grupal que se opone y supera a la selección individual en favor de los egoístas. Sin embargo, también es posible integrarlas en una lectura, heterodoxa sin duda, en donde la selección individual termina favoreciendo al comportamiento moral y actúa en sinergia con la selección grupal (ROSAS, 2007).

La plausibilidad de esta lectura heterodoxa de Darwin depende de una aclaración de las condiciones bajo las cuales el comportamiento moral sería objeto de la selección individual. La clave está en la práctica social de la alabanza y el reproche (*praise and blame*), enfatizada por Darwin, y en el sistema concomitante de sentimientos y sanciones morales (ROSAS, 2007). El sistema de sentimientos y sanciones provee los incentivos positivos y negativos para promover el cumplimiento de normas. Sentimientos como el arrepentimiento y remordimiento actúan como un freno interno, pero no bastan para asegurar el cumplimiento. Actúan en coordinación con otros sentimientos como la indignación y las emociones agresivas que subyacen a la disposición a castigar a quienes incumplen (DARWIN, 2009, p. 116). Gracias a la sanción social y al castigo de las conductas egoístas, los que cumplen obtienen mayores beneficios que los que incumplen. Los últimos son excluidos. Su incumplimiento les puede traer una ganancia a corto plazo, pero por el castigo pierden, a mediano y largo plazo, más de lo ganaron por incumplir.

2.2 Trivers

La conexión entre la explicación seleccionista y Darwiniana de la moral por un lado, y los dilemas sociales y la provisión de bienes públicos por otro, es robusta y vuelve a presentarse en dos ensayos contemporáneos, convertidos rápidamente en clásicos: “La tragedia de los comunes” de Garret Hardin (1968) y “La evolución del altruismo recíproco” de Robert Trivers (1971). Ambos introducen la importancia de la coerción y el castigo ligado a normas de cumplimiento recíproco en la lógica de la selección. Trivers lleva sus reflexiones a una forma teórica más completa, tanto por su capacidad para penetrar detalles psicológicos en el caso humano, como por su esfuerzo por captar el fenómeno biológico en su estructura general. Los desarrollos ulteriores de la teoría aplicada a humanos fueron en buena medida anticipados en su ensayo.

Trivers aborda una explicación del altruismo biológico entre individuos no emparentados de cualquier especie biológica (e incluso de especies distintas). Su explicación del altruismo apela a la reciprocidad, es decir, al beneficio mutuo o intercambio de beneficios. Si A ayuda a B y posteriormente B ayuda a A, de modo que el beneficio para el receptor sea mayor que el costo para el donante, ambos salen ganando. Esta relación costo/beneficio se presenta cuando el donante dispone de excedentes y el receptor está

en una necesidad aguda (por enfermedad, por ejemplo). El intercambio los beneficia a ambos siempre y cuando realmente alternen los roles de receptor y donante. Pero también es cierto, y Trivers lo advirtió, que la estructura de interacción contiene un incentivo para ganar más a costa de la cooperación unilateral del otro. Se trata de un dilema de prisionero de dos jugadores. Así pues, Trivers puso el problema de la cooperación en general, y de la cooperación humana en particular, explícitamente en el contexto de los dilemas sociales. Ahora, como en todo dilema social, si los implicados juegan a beneficiarse de la cooperación unilateral del otro, no habrá quien coopere unilateralmente y todos pierden en comparación con la situación en la que todos cooperan. Como es obvio que la cooperación universal es preferible a la defección universal, la selección pudo haberse encargado de diseñar unos mecanismos para facilitarla y convertirla en un equilibrio. En el caso humano, se trata de mecanismos psicológicos, y precisamente de los mismos que controlan el comportamiento moral.

Dado que la cooperación entre individuos no emparentados paga si y sólo si se enmarca en un contexto de reciprocidad, los individuos deben tener tanto motivaciones para cooperar y reciprocitar como también mecanismos que les permitan distinguir entre quienes tienen, y quienes no tienen esas motivaciones. Apelando a las investigaciones de psicólogos sociales, Trivers explicó cómo los sentimientos de amistad, de simpatía, de gratitud, de culpa, de agresión moralista, están diseñados para controlar el altruismo recíproco; y cómo los seres humanos prestamos especial atención a los signos del carácter y de las intenciones para ejercer la discriminación entre tramposos y cooperadores. Esta capacidad para la discriminación es clave, pues es discriminando que logramos finalmente protegernos contra los tramposos.

Pero tan importante como la capacidad de discriminar, es saber qué hacer con aquéllos que sistemáticamente tratan de sacar ventaja de los cooperadores, engañándolos o violentándolos. Cuando describe el modelo general — que aplica a todas las especies — Trivers menciona que las víctimas de los tramposos las excluyen de manera permanente de toda cooperación ulterior. Más adelante, cuando elabora en detalle el caso humano, menciona la agresión moralista contra los tramposos, que se conoce hoy como castigo altruista (FEHR; GÄCHTER, 2002), y que puede ir desde la agresión verbal hasta el homicidio. La estrategia del altruismo recíproco en los humanos tiene entonces dos opciones para castigar a los tramposos: puede simplemente cortar toda cooperación futura con ellos, y/o puede acudir a la agresión directa, ya sea verbal o abiertamente física. Hacia el final del texto, Trivers menciona tangencialmente una circunstancia que amplía las posibilidades de castigo: en un grupo estable, cualquiera puede enterarse del carácter de los demás, ya observándolos, ya a través de lo que otros cuentan. De aquí nace la preocupación por la propia reputación y la posibilidad de castigar opinando sobre el carácter de otros. Ser reconocido públicamente como tramposo es una forma de ser castigado, pues conduce, cuando menos, a la exclusión social. Finalmente, Trivers menciona que para facilitar las interacciones entre varios individuos se formulan reglas

de intercambio o normas de conducta y que los tramposos pasan a ser caracterizados como quienes las violan.

Es claro por lo anterior que el complejo normas-emociones-sanciones juega un papel tan importante en Trivers como lo vimos jugar en Darwin. En la literatura actual, las normas y los castigos han adquirido especial protagonismo para explicar el gran éxito adaptativo de la cooperación humana, que se distingue por su escala de la que se advierte en cualquier otro tipo de organismo, con excepción quizás de los insectos sociales. Un grupo de autores ha reconocido este hecho en conexión con una estrategia que postulan como novedosa y superior a las estrategias clásicas de reciprocidad directa e indirecta: a saber, la reciprocidad fuerte o castigo altruista. La novedad de la estrategia es discutible. Se puede sostener que sus rasgos fundamentales, a saber la coerción de los defectores mediante castigos, y el carácter psicológicamente altruista de su mecanismo subyacente, están ya contenidos en la idea de reciprocidad de Trivers, en especial por el papel que le atribuyó a las emociones, a la agresión moralista y a las normas o reglas socialmente acordadas en las interacciones “multipartes” en grupos grandes (ver ROSAS, 2008).

3 Los límites de la reciprocidad

La interpretación corriente del “altruismo recíproco” fue propuesta por Axelrod y Hamilton (1981), quienes lo redujeron a *Tit for Tat*, una estrategia para interacciones diádicas: “coopera en la primera jugada, luego copia la jugada del otro jugador”. Se inicia así un programa teórico de investigación que explora conductas cooperativas con simulaciones computacionales de procesos evolutivos, en donde compiten distintas estrategias sociales y se propagan las más aptas.

El entusiasmo teórico inicial con el altruismo recíproco desembocó paulatinamente en una actitud escéptica que provino tanto de la investigación empírica como de los análisis teóricos. Por el lado empírico surgieron dudas tanto sobre la difusión del altruismo recíproco en el ámbito animal (NOË, 1990; CONNOR, 1986, 1995; CLEMENTS; STEPHENS, 1995; DUGATKIN, 2002; HAMMERSTEIN, 2003; STEVENS, et al. 2005) como sobre su poder explicativo en el caso humano (BLURTON-JONES, 1987; HAWKES, 1993; FEHR; FISCHBACHER, 2003). Para el caso humano, las dudas adquirieron una forma canónica cuando Boyd y Richerson investigaron con modelos matemáticos los efectos de la reciprocidad en dilemas iterados de más de dos personas que interactúan para producir un bien público. En este dilema los cooperadores invierten individualmente una cantidad c para producir un beneficio colectivo b , que se reparte equitativamente entre n participantes (donde $b = c.k$; $1 < k < n$; $b/n < c$). Dado que el retorno de la contribución (b/n) es siempre menor a su costo (c), no-cooperar es la estrategia dominante, sin importar lo que los demás hagan. Pero si nadie coopera, todos pierden. Boyd y Richerson (1988, 1992) descubrieron que en este caso la reciprocidad no promueve la cooperación. Al contrario, la desanima: cuando los cooperadores ejercen retaliación

contra los defectores en un grupo grande que interactúa repetidamente, perjudican también a los cooperadores. En las sucesivas iteraciones el número de cooperadores disminuye y el de los defectores aumenta. De hecho, este resultado ya era conocido por los experimentos con humanos. Se explicaba por la imposibilidad de focalizar el castigo mediante la reciprocidad (DAWES, 1980).

Experimentos posteriores mostraron que si los defectores son castigados en un juego diádico ligado al juego de bienes públicos, son inducidos a cooperar para evitar el castigo. Entre los resultados robustos de los experimentos económicos de bienes públicos cuenta el hecho de que el castigo promueve la cooperación, mientras que la reciprocidad la desanima (FEHR; GÄCHTER, 2000; 2002) (fig. 1).

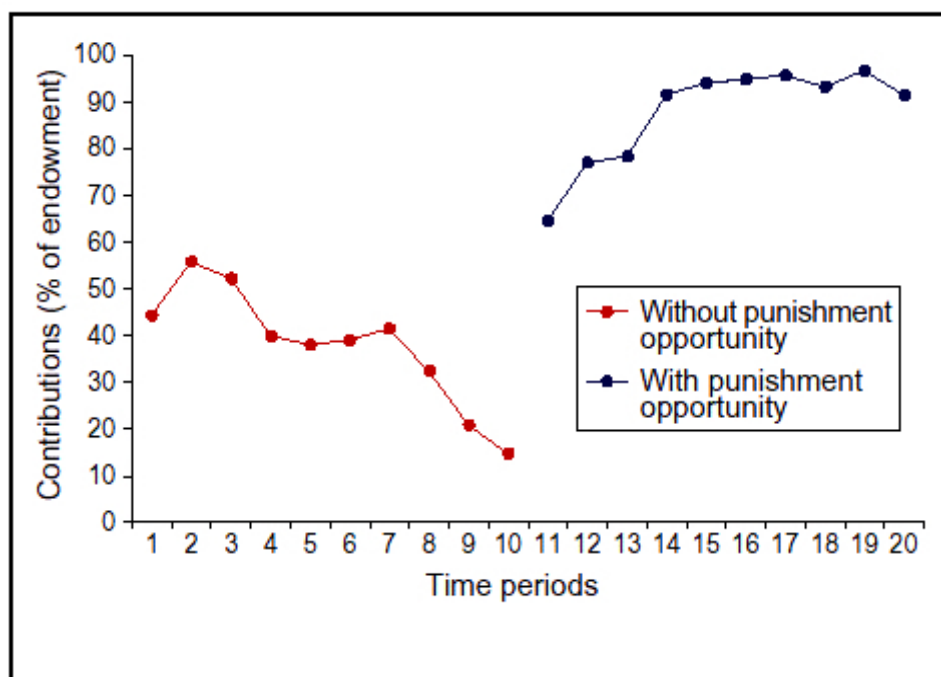


Figura 1: La cooperación decae sin castigos (primeros 10 períodos), y aumenta cuando es posible castigar a los defectores (tomado de FEHR; FISCHBACHER, 2004).

Los economistas experimentales han extraído una consecuencia adicional de sus experimentos. Sostienen que el altruismo recíproco adolece de una deficiencia motivacional en orden a sustentar el comportamiento cooperativo. Sólo sustenta la cooperación en interacciones diádicas en las que se puede esperar una retribución futura y defectaría en un juego de una sola jugada. Pero los experimentos muestran consistentemente que muchas personas incurren en costos para castigar a defectores con quienes no van a interactuar posteriormente. En estos casos, el castigo es un bien público porque beneficia también a quienes no castigan. En juegos de ultimátum de una sola jugada, una fracción significativa de los jugadores divide su capital de manera equitativa con otros y una fracción semejante rechaza las ofertas cuando se alejan de una división equitativa. El rechazo es una forma de castigo costoso, pues una oferta rechazada implica que ambos

jugadores se van con las manos vacías. En juegos de bienes públicos de una sola jugada con opción de castigo, se castiga con frecuencia, sobre todo a quienes no contribuyen (FEHR; GÄCHTER, 2000, 2002). Terceras partes (partes no involucradas en el juego) castigan con frecuencia cuando presencian la defección de otros, aunque el castigo es costoso y las terceras partes no ganan materialmente nada castigando. Estos resultados se han replicado con adultos muestreados de 15 poblaciones diferentes que representan una variedad de condiciones económicas y culturales, incluyendo sociedades pre-modernas de pequeña escala (HENRICH et al., 2006). En estos experimentos es obvio que la expectativa de ganancias futuras no es lo que motiva el castigo como bien público de segundo orden.

Reuniendo ambos puntos, los defensores del castigo altruista sostienen que se trata de una estrategia novedosa que puede explicar la cooperación humana a gran escala, allí donde la reciprocidad directa e indirecta fracasan (BOYD; RICHERSON, 1992; SOBER; WILSON, 1998; FEHR; GÄCHTER, 2002; GINTIS et al., 2003; HENRICH et al., 2006). El castigo altruista está controlado por un mecanismo psicológico muy poderoso para la cooperación. Se trata precisamente de una norma de reciprocidad o equidad que prohíbe la obtención de beneficios a expensas de otros y que prescribe castigo para quienes persigan esos beneficios. Pero arriba vimos que una norma de ese estilo controla al altruismo recíproco según Trivers. Además, un análisis de los resultados de los experimentos económicos y de los modelos computacionales sugiere que un mismo mecanismo psicológico subyace a las estrategias de reciprocidad directa, indirecta y reciprocidad fuerte o castigo altruista, y que se trata precisamente de una norma de reciprocidad. Presento este análisis en las secciones que siguen, después de una breve explicación del predominio del punto de vista conductual en la teoría evolucionista. Creo que es útil resaltar la continuidad en el proyecto evolucionista: confirma que, en el caso humano, el éxito adaptativo de la cooperación se debe a mecanismos psicológicos especiales, i.e., normativos, y que ellos deben ser el objetivo principal de la explicación buscada.

4 Patrones de conducta y mecanismos próximos

Para entender la conexión del castigo altruista con el complejo de normas-emociones-sanciones que subyace tanto a reciprocidad en Trivers como también a la norma del bien común en Darwin, es necesario notar que la teoría evolucionista de la cooperación se ha enfocado tradicionalmente sobre los patrones de conducta, con poca atención a los mecanismos próximos que la controlan. Los patrones de conducta son el objetivo de la explicación, y usualmente se los concibe desde sus efectos sobre el éxito reproductivo. Incluso Trivers, quien en su análisis de la reciprocidad humana prestó excepcional atención a los mecanismos psicológicos, comenzó con una advertencia sobre las categorías psicológicas: “Engañar se usa en este artículo sólo por conveniencia para denotar la

falta de reciprocidad; no se implica que haya intención consciente o connotación moral” (1971, p. 36). Asimismo, Axelrod y Hamilton (1981) presentaron el altruismo recíproco como una “estrategia”, eliminando del término cualquier connotación psicológica: las bacterias son tan capaces de conductas “estratégicas” como los humanos. Lo que importa en una estrategia son sus efectos en la eficacia o aptitud biológica, dadas las conductas de los demás jugadores. Así, las conductas sociales se clasifican por su manera de combinar la transferencia o retención de beneficios, y la imposición de costos, como respuestas a las movidas de los oponentes. Diferentes combinaciones exhiben aptitudes diferentes y compiten entre sí.

La práctica de enfocarse en los patrones de conducta abstrayendo de los mecanismos próximos alimenta la idea de que un patrón conductual concebido desde sus efectos define la identidad de una estrategia. Eventuales diferencias en los mecanismos subyacentes son irrelevantes. Según esto, el altruismo recíproco puede ser el mismo en humanos y en animales no humanos. Sin embargo, investigaciones recientes sugieren que los recursos psicológicos de los interactores determinan diferencias sutiles en los patrones conductuales de cooperación (BROSNAN; DE WAAL, 2002). Así por ejemplo, la reciprocidad como patrón de interacción con retornos diferidos en el tiempo es probablemente inexistente en los animales no-humanos, o al menos en los que descuentan el futuro a tasas elevadas. Muchas especies parecen carecer de los recursos psicológicos necesarios para la reciprocidad con retornos diferidos (HAMMERSTEIN, 2003; STEVENS; HAUSER, 2004; DE WAAL, 2000).

Una vez que atendemos a los mecanismos próximos, bien puede suceder que un mecanismo próximo flexible y poderoso puede generar distintos patrones de conducta. Los economistas experimentales han enfatizado correctamente que sus experimentos con juegos económicos de un solo período (*one shot*) revelan una motivación guiada por normas de equidad. Pero de manera acrítica han excluido la presencia de esas mismas motivaciones en la reciprocidad directa e indirecta (GINTIS et al., 2003). Esta exclusión no parece plausible. Si bien la reciprocidad y el castigo, como categorías de la biología evolucionista, no implican ninguna tesis sobre los mecanismos subyacentes, es plausible sostener que, en humanos, un mecanismo normativo es la causa próxima tanto de la reciprocidad como del castigo. Se trataría de un mecanismo general que predispone a la adquisición de reglas de dominio público, a la reciprocidad en su cumplimiento y a castigar su incumplimiento (SRIPADA; STICH, 2006). De acuerdo con esto, tanto la reciprocidad como el castigo son manifestaciones conductuales de un mismo mecanismo normativo.

5 Cooperación humana: indicios de mecanismos normativos

Como expliqué arriba, la reciprocidad fuerte o castigo altruista es una estrategia para explicar la cooperación humana a gran escala, propuesta por grupo de autores que

combinan los resultados de la teoría evolucionista de juegos y con el programa empírico de investigación psicológica impulsado por los economistas experimentales (GINTIS et al., 2003). En los modelos teórico-computacionales, las estrategias sociales se definen por sus efectos en la utilidad material de los agentes en interacción, utilidad que luego se traduce en eficacia biológica (éxito reproductivo). Los modelos buscan estrategias cooperativas exitosas, y exitosas son aquellas capaces de invadir una población y de resistirse a ser invadidas después de que la simulación del proceso evolutivo corre un número grande de generaciones. La definición de las estrategias por sus efectos reproductivos convierte en periférico el tema de los mecanismos psicológicos. Sin embargo, hay un aspecto de las estrategias modeladas que ha revestido especial importancia para los modelos propuestos y que conecta con los mecanismos psicológicos: las reglas para la atribución de las reputaciones. Las estrategias exitosas tienen todas en cuenta la reputación de sus oponentes, de un modo u otro. Los modeladores se han topado con la necesidad de modelar reglas cada vez más sofisticadas para todas las estrategias. Arriba vimos que, tanto en Darwin como en Trivers, la atribución de reputaciones se conecta con los mecanismos normativos que controlan el comportamiento cooperativo. Cuando aplican normas de cooperación, la atribución de reputaciones se realiza monitoreando el cumplimiento de normas y se vuelve sofisticada. Así, la sofisticación de las reglas de atribución es un indicio de que el comportamiento cooperativo que se quiere modelar es un comportamiento guiado por normas. Pero no es indicio suficiente. Adicionalmente, el cooperador debe estar motivado a castigar conductas que se entienden como violación de normas sociales, sin que pueda obtener beneficios económicos directos de ello. Esta condición altruista es un indicio adicional necesario de control normativo.

Creo que los resultados tanto de los modelos teóricos como de la investigación experimental han arrojado evidencia suficiente de que todas las estrategias de reciprocidad: directa, indirecta y fuerte, dependen de una atribución de reputaciones basada en la atribución de intenciones. Intentaré ponerlo de manifiesto en las secciones que siguen. En cuanto a la condición de altruismo psicológico, que presuntamente es privativa de la reciprocidad fuerte, está instanciada también en la reciprocidad directa y en la indirecta. Tanto los defensores de la reciprocidad fuerte como sus críticos (BURNHAM; JOHNSON, 2005) se equivocan al excluir el altruismo psicológico de esas estrategias clásicas: pero como el punto es en extremo controversial, lo reservo para la sección final.

6 La atribución de reputaciones

Recordemos en qué consisten las estrategias clásicas de reciprocidad en la teoría evolucionista de juegos, a saber, el altruismo recíproco (también denominado reciprocidad directa) y la reciprocidad indirecta. La reciprocidad directa es una estrategia para interacciones repetidas entre dos agentes (siempre los mismos). *Tit for Tat* (TFT) es el patrón básico: “coopera en la primera movida, después copia lo que hizo tu oponente”.

La reciprocidad indirecta en cambio, no se restringe a interacciones repetidas con el mismo jugador. Quien sigue esa estrategia interactúa con jugadores que nunca antes ha encontrado basándose en información pública sobre sus reputaciones.

TFT, como patrón básico de la reciprocidad directa, tiene éxito disuadiendo la explotación en interacciones diádicas repetidas, pues responde a defección con defección. Sin embargo, si se admiten errores de percepción o de implementación, dos jugadores TFT pueden caer en una racha de castigo mutuo sin posibilidad de escape. Esta debilidad se deriva de que su estimación de reputaciones es cruda e inflexible y no representa de manera realista nuestros criterios de atribución. De ahí que se hayan propuesto modificaciones a su regla para atribuir reputaciones. CTFT (*contribute tit for tat*) por ejemplo, reconoce cuando su defección fue injustificada y acepta sin retaliación la defección del otro jugador, es decir, no la toma como signo de un carácter tramposo. Así, no permite que sus propios errores determinen una atribución equivocada de reputaciones y es capaz de restaurar la cooperación (SUGDEN, 1986; BOERLIJST et al., 1997).

Este ejemplo nos invita a una reflexión. Desde un punto de vista formal, es posible ver a TFT y a CTFT como estrategias distintas, aunque lo único que cambia es la regla para atribuir reputaciones. Pero esto no debe ocultar que la introducción de CTFT responde a la búsqueda de una representación formal fidedigna de la cooperación humana concebida como reciprocidad. La regla de atribución de reputaciones no es extrínseca, sino intrínseca a la estrategia. Si TFT utiliza una regla muy simple e inapropiada, no es correcto continuar tomándola por la versión formal completa del altruismo recíproco. Mientras sólo cambiemos la regla de atribución de reputaciones, es razonable sostener que la estrategia sigue siendo la misma y que cambiamos la regla de atribución para reproducir con mayor exactitud la reciprocidad humana.

Es posible que se requieran aun modificaciones ulteriores para capturar la regla de atribución que subyace a la reciprocidad. Por ejemplo, con sus reglas de atribución, TFT y CTFT no tienen éxito en interacciones con jugadores distintos, pues pueden ser explotadas por defectores incondicionales altamente móviles, que nunca interactúan con el mismo TFT dos veces. Si la búsqueda de nuevos oponentes no es costosa, TFT y las estrategias afines que cooperan en la primera jugada se enfrentan al peligro de extinción (ENQUIST; LEIMAR, 1993). Para poder evitar ese peligro, quien coopera sobre la base de la reciprocidad debe monitorear las reputaciones de todo oponente potencial y defectar contra los defectores ya en la primera interacción. El mismo Trivers lo había sugerido (TRIVERS, 1971; BURNHAM; JOHNSON, 2005) y Alexander (1987) desarrolló la sugerencia bajo la denominación de *reciprocidad indirecta* (RI).

La diferencia entre la reciprocidad directa y la indirecta no es sino una modificación en la regla de atribución de reputaciones, motivada por el objetivo de representar con precisión el fenómeno de la reciprocidad. La modificación arroja estrategias “nuevas” sólo desde un punto de vista formal. La reciprocidad indirecta, como *patrón conductual distinto*, se puede ver como una estrategia *nueva*. Pero desde otro punto de vista sigue

siendo la misma reciprocidad con una regla de atribución de reputaciones más adecuada, que incluye a todo oponente potencial incorporando información disponible en el entorno social.

En su forma más simple, RI atribuye reputaciones a través de un puntaje de imagen binario, malo o bueno, basado sólo en la movida previa del oponente (NOWAK; SIGMUND, 1998). Versiones más sofisticadas describen a RI como tomando en cuenta no sólo la movida previa del oponente, sino su reputación y la de su respectivo oponente al momento de mover. En este caso la defección previa de un oponente no se evalúa siempre igual, pues si un jugador de buena reputación defectó contra un defector mantiene su buena reputación. Esta regla de atribución se conoce como *STANDING* (SUGDEN, 1986; PANCHANATHAN; BOYD, 2003). Del mismo modo, tampoco la movida cooperativa no necesariamente es evaluada como buena: si un jugador de buena reputación coopera con un oponente de mala reputación, pierde su buena reputación. Esta regla de atribución se denomina *JUDGING* (OHTSUKI; IWASA, 2004). La programación computacional de estrategias con esas reglas sofisticadas tendría que tener en cuenta un red compleja de historias intersectas, pues las reputaciones de cada jugador dependen de movidas previas y de las reputaciones de los oponentes en ese momento, las cuales a su vez dependen de movidas previas etc., hasta el infinito. Esto puede llevar a una sin salida, pero el problema se resuelve asignando una distribución inicial arbitraria de reputaciones a una población y formulando reglas concretas y simples para la actualización de reputaciones basadas en las reputaciones asignadas inicialmente y en las conductas posteriores (OHTSUKI; IWASA, 2004). Sin embargo, estos y otros teóricos (PANCHANATHAN; BOYD, 2003) reconocen que las reputaciones se asignan en la vida real a través de la atribución de intenciones, motivaciones y rasgos del carácter. Aunque un experimento parece mostrar que los humanos atribuimos reputaciones a través de un puntaje binario de imagen basado en movidas inmediatamente anteriores (MILINSKI et al., 2001), su diseño sólo ofreció una alternativa adicional, basada en la consideración de historias conductuales más complejas. Es plausible que las reglas que utilizamos los humanos para la atribución de reputaciones se alimenten de varias fuentes y no solamente de historias complejas de conducta. Las historias de interacciones son sólo una información entre otras. La información fluye a través de múltiples canales y termina en la atribución de intenciones y rasgos del carácter.

7 Castigo y reciprocidad

Hasta aquí he sostenido que no hay necesidad de considerar la reciprocidad directa y la indirecta como gobernadas por distintos mecanismos psicológicos. Se trata de la misma reciprocidad que atribuye reputaciones con criterios sofisticados para ampliar su capacidad de éxito en diversos tipos de interacciones. Paso ahora a considerar si una tesis semejante se puede sostener en relación a la estrategia cooperativa basada en el

castigo altruista (CA), también llamada reciprocidad fuerte. CA entró en el panorama de los modelos computacionales con la pretensión de triunfar contra los defectores en dilemas de prisioneros de varios jugadores ($n > 2$) (BOYD; RICHERSON, 1992). CA conduce la interacción en dos fases. En la primera coopera en el dilema de n -personas. En la segunda fase castiga en interacciones diádicas, e incurriendo en costos, a aquellos que no cooperaron en la primera fase. Si el costo de ser castigado en la segunda fase supera el costo de cooperar en la primera fase, el incentivo para no-cooperar desaparece (FEHR; GÄCHTER, 2000). Además de emplearse en juegos de bienes públicos, CA se implementa también en juegos de ultimátum y en juegos de castigo de terceras personas (GINTIS et al., 2003; FEHR; FISCHBACHER, 2004b; HENRICH et al., 2006).

Lo primero es notar que CA es psicológicamente similar a la reciprocidad directa e indirecta en cuanto a la regla de atribución de reputaciones. Evidencia procedente de experimentos con juegos de ultimátum indican que los receptores en esos juegos atribuyen reputación a los oferentes razonando sobre sus intenciones. Pues la disposición de un receptor a castigar rechazando la oferta — con lo que tanto el receptor como el oferente salen con las manos vacías — es afectada por las intenciones que atribuya a los oferentes. Por ejemplo, si en un juego de ultimátum el oferente se presenta como un computador, o como un humano constreñido por opciones preestablecidas por el experimentador, y la oferta de división es poco generosa, el receptor enterado de esas circunstancias no tiene la misma inclinación al castigo que cuando la oferta poco generosa es presentada como plenamente intencional y si constreñimientos (BLOUNT, 1995; FALK et al., 2003; FALK; FISCHBACHER, 2006). La razón, presuntamente, es que esas “defecciones” no son muestras de un rasgo del carácter, ni manifiestan la intención sistemática de defectar. En resumen CA se basa en la atribución de intenciones y de carácter, más que en la pura conducta, lo mismo que la reciprocidad directa y la indirecta.

Quienes inicialmente propusieron CA la consideraron única por su capacidad para invadir poblaciones de defectores en dilemas de prisioneros de varios jugadores o dilemas de bienes públicos. Pero Milinski y colaboradores (2002) mostraron experimentalmente que una estrategia de reciprocidad indirecta tiene el mismo efecto que el castigo directo y costoso: “disciplina” a los defectores en un dilema de n -personas. Si se juega alternada y repetidamente un juego de RI con un juego de bienes públicos, el deseo de mantener la reputación en el juego RI induce a cooperar a quienes prefieren defectar en el juego de bienes públicos. Modelos teóricos confirman este resultado (PANCHANATHAN; BOYD, 2004).

Es muy factible que el mismo resultado se obtendría alternando un juego repetido de bienes públicos con un juego repetido de reciprocidad directa. Esto nos permite concluir que las tres estrategias, reciprocidad directa, indirecta y fuerte detectan a los defectores atribuyendo intenciones; y una vez detectados, los defectores son disciplinados, o bien por castigos directos o bien excluyéndolos de los beneficios de la reciprocidad. Los defectores son disciplinados siempre en interacciones diádicas. Un experimento

reciente que combina un juego de bienes públicos con un juego que ofrece la opción de “disciplinar” (*enforce*) mediante reciprocidad negativa (defección en RI) o mediante castigos directos (CA), muestra que el castigo directo decrece significativamente si los cooperadores pueden disciplinar a los defectores mediante la reciprocidad (ROCKENBACH; MILINSKI, 2006). Así, reciprocidad negativa y castigar se presentan como métodos alternativos para disciplinar a los defectores y hacer cumplir (*enforce*) la norma de cooperación (ROSAS, 2008, SIGMUND, 2007). Siendo esto así, las tres estrategias en cuestión expresan una misma norma general que prescribe cooperar con cooperadores y disciplinar a los defectores. Sin embargo, influyentes economistas experimentales sostienen que los jugadores que implementan la reciprocidad directa o indirecta sólo buscan mejorar sus ganancias personales: confinan así las motivaciones altruistas y normativas al castigo altruista. Creo que eso es una concepción equivocada. Quienes implementan la reciprocidad directa o indirecta contra los defectores expresan de ese modo su intención de disciplinarlos en el cumplimiento de normas.

8 Una regla para todas las estrategias

Aunque lo anterior no establece que una sola regla subyace a las tres estrategias, sí proporciona alguna evidencia a favor de esa tesis. Las tres emplean los mismos criterios intencionales para detectar a los defectores. Discriminamos defectores de cooperadores atribuyendo disposiciones estables de carácter. La información conductual es una pista entre otras, pero no hay reglas simples que permitan inferir un carácter a partir de una conducta observada, además de que se utiliza información de diversos canales, como opiniones de terceros o sutiles señales faciales de las intenciones y emociones subyacentes a la conducta (FRANK, 1988; YAMAGISHI et al., 2003). Esta información puede opacar a la información conductual, como por ejemplo cuando juzgamos que un acto cooperativo es expresión de una disposición calculadora y no de un carácter generoso (TRIVERS, 1971). Sean cuáles sean las reglas usadas, la atribución de rasgos del carácter resuelve el problema de la discriminación de los defectores en un entorno social de reciprocidad con retornos diferidos. Los criterios intencionales se aplican en todas las estrategias. Ya vimos que TFT asigna reputaciones de manera muy cruda y por eso representa inadecuadamente la reciprocidad humana (KOLLOCK, 1993; BOERLIJST et al., 1997). Es intolerante a los errores; su obsesión con un balance perfecto perjudica el mantenimiento de relaciones a largo plazo (KOLLOCK, 1993; DE VOS, 2001). En la vida real los altruistas recíprocos en interacciones diádicas no reaccionan rígidamente a las movidas previas de sus oponentes, sino que se guían flexiblemente atribuyendo rasgos de carácter. De esa manera logran construir cooperación a largo plazo con varios oponentes y con reciprocidad diferida.

Si las tres estrategias atribuyen reputaciones con el mismo criterio, entonces podrían depender todas de la misma regla de reciprocidad: “coopera con cooperadores, castiga

Mecanismos	Norma	Coopera con cooperadores y disciplina a los defectores			
	Criterios de atribución	Intencionales			

Creencias	Sobre interacción	Diádica con el mismo		Diádica con diferente	
	Sobre reputación	BUENA	MALA	BUENA	MALA
	Sobre estrategia eficiente	AR	AR/CA	RI	RI/CA

Acción apropiada	COOP	S/D	COOP	S/D
------------------	------	-----	------	-----

Figura 2: La arquitectura cognitiva básica que subyace a las estrategias cooperativas estudiadas. Una regla general de cooperación y un mecanismo compartido para establecer las reputaciones de los jugadores (filas superiores) se alimentan con creencias sobre los tipos de interacción, las reputaciones y las estrategias (filas centro), para generar decisiones sobre la acción cooperativa o disciplinante apropiada (fila inferior). S = suspender beneficios; D = castigo directo; COOP = cooperar. AR = reciprocidad directa; RI = reciprocidad indirecta; CA = castigo altruista

a los defectores”. Junto con creencias sobre la reputación de los oponentes y sobre el tipo de interacción, y sobre la estrategia apropiada y eficiente, se generan los patrones conductuales concretos (ver figura 2). Las diferencias estratégicas más interesantes se presentan frente a los defectores. CA los disciplina infligiendo costos directos, mientras que las dos estrategias clásicas de la reciprocidad suspenden la transferencia de beneficios. La aplicación de una u otra depende de qué acción se considera eficiente para disciplinarlos (ROSAS, 2008). A veces suspender beneficios no es suficiente y el que quiere disciplinar debe incurrir en los costos de un castigo directo. Debo agregar ahora que el castigo directo es una forma de suspender beneficios. Pues en una concepción contractual de las normas sociales que prescriben el respeto a la propiedad y a la integridad personal, estas normas se originan en un acuerdo colectivo con compromiso de recíproco cumplimiento. Sustraer la propiedad de otro o infligir daño físico es equivalente a suspender los beneficios de ese acuerdo. Pero dada la terminología en uso, es conveniente evitar confusiones considerando al castigo directo y a la suspensión de beneficios como formas alternativas de disciplinar a los defectores.

9 Gobierno normativo y altruismo

La regla de reciprocidad: “Coopera con los cooperadores, disciplina a los defectores” es una norma social sólo si quienes disciplinan según ella no están buscando en primer lugar asegurar beneficios personales futuros. La disciplina se ejerce en función de una norma sólo si sus beneficios fluyen consistentemente hacia quienquiera que participe de la convención normativa. Esto puede naturalmente incluir a quienes disciplinan, pero los demás no pueden aparecer como beneficiarios accidentales. Para mostrar que los demás no son beneficiarios accidentales, los experimentadores diseñan situaciones en donde los beneficios del castigo sólo fluyen hacia otros, pues sólo así se puede demostrar no son beneficiarios accidentales.

Los experimentos económicos emplean diseños en los que no es posible recurrir a beneficios egoístas como explicación de la conducta cooperativa, especialmente juegos de un solo período (*one-shot games*). Los participantes no pueden adquirir reputaciones ni desarrollar relaciones de reciprocidad, pues de hacerlo no se podría excluir con certeza que la expectativa de beneficios futuros haya jugado un papel en la decisión de cooperar o castigar. Por ejemplo, en experimentos de castigos de terceras partes, individuos que observan un juego entre otros dos individuos deben decidir si castigan o no a quienes violen normas de distribución equitativa, siendo que el castigo es costoso y no trae beneficios futuros a quien castiga (FEHR; FISCHBACHER, 2004b). En experimentos con juegos repetidos de bienes públicos se juega con grupos de jugadores que cambian aleatoriamente de período a período para evitar la emergencia de relaciones de reciprocidad (FEHR; GÄCHTER, 2000, 2002). Los resultados de estos experimentos muestran que los jugadores cooperan y castigan aun cuando es manifiesto que no reciben beneficios de sus acciones, y lo saben (FEHR; FISCHBACHER, 2003). La regla: “coopera con los cooperadores, castiga a los defectores” es, según el criterio dado arriba, una *norma social*. Pero aunque los economistas experimentales reconocen que es una norma de *reciprocidad*, vacilan en usar esa etiqueta (FALK; FISCHBACHER, 2006, p. 294, pie de página). Prefieren referirse a este comportamiento como castigo altruista o reciprocidad fuerte (FEHR; GÄCHTER, 2002; GINTIS et al., 2003; FEHR; FISCHBACHER, 2003). Para ellos, la reciprocidad en el sentido de Trivers (1971) es egoísta: un altruista recíproco defectaría en una interacción de un solo período (FEHR et al., 2002).

En este punto han malentendido a Trivers. Es conceptualmente incorrecto afirmar que el altruista recíproco defectaría en una interacción de un solo período. Pues si hablamos de AR como la estrategia formal de la TJE, no se puede jugar AR en un juego de un solo período. AR se definió para juegos repetidos con una probabilidad alta de interacción futura (AXELROD, 1984). Sin embargo, si cambiamos del nivel formal-conductual al nivel de los mecanismos próximos, podemos plantear una tesis paralela: que el mecanismo psicológico que produce una regla condicionalmente cooperativa en juegos repetidos con el mismo jugador es egoísta y por lo tanto produce defección en un juego de un solo período. Esta tesis está libre de la confusión conceptual anterior, pero su plausibilidad empírica debe examinarse. El asunto es si el mecanismo que plausiblemente subyace al patrón de reciprocidad con intercambios diferidos y repetidos está atento únicamente a su beneficio propio.

Como concepto de la teoría evolucionista del comportamiento social, AR no implica nada respecto de los mecanismos próximos. Sin duda implica que el comportamiento es biológicamente egoísta, i.e., seleccionado por su ventaja para los portadores individuales; pero no implica, y Trivers ciertamente no lo afirmó, que el mecanismo próximo subyacente es una *motivación* egoísta (ver recuadro 1). Además, los economistas experimentales no querrían decir que en toda interacción *repetida* donde se observa cooperación, el único motivo para cooperar es la atención al beneficio propio. Pues los economistas

Nótese la diferencia entre (1) y (2):

- (1) La ocurrencia de beneficios futuros como efectos de AR en situaciones de tipo *S* es una condición necesaria para la selección natural de AR.
- (2) La expectativa de beneficios futuros es una condición necesaria para que un individuo escoja comportarse de acuerdo a la regla AR en *S*.

La teoría de Trivers sobre la evolución de AR en humanos sólo afirma la verdad de (1), no la verdad de (2). De hecho, los altruistas recíprocos según Trivers exigen un genuino altruismo psicológico de sus oponentes: “individuos que ejecutan actos altruistas como resultado de una disposición calculadora en lugar de una generosidad de corazón” (TRIVERS, 1971, p. 51) son “tramposos sutiles” y no altruistas recíprocos; y son usualmente rechazados por éstos como contrapartes en una interacción. Como consecuencia, para que AR sea evolutivamente exitosa como estrategia debe cumplir con la condición de expresar un altruismo psicológico genuino (NESSE, 2007; ROSAS, 2007).

Recuadro 1: El altruismo recíproco (AR) no está impulsado por motivos egoístas.

experimentales sostienen que los “usuarios de normas” que están dispuestos a cooperar y a castigar a los gorriones (*free-riders*) (OSTROM, 2000; FISCHBACHER; GÄCHTER, 2006), son el grupo más numeroso de quienes participan en esos experimentos. Sería exótico sostener que ellos cambian automáticamente de una motivación normativa a una egoísta cuando se involucran en interacciones repetidas. La idea, más bien, es que las interacciones repetidas no son apropiadas para desambiguar experimentalmente las motivaciones subyacentes. La motivación altruista contenida en el gobierno normativo sólo se expresa inequívocamente, para el experimentador, en juegos de un solo período. Pero esto no quiere decir que no pueda estar presente como *norma* de reciprocidad gobernando la conducta en interacciones repetidas.

La investigación futura deberá explorar las motivaciones que subyacen a la cooperación en interacciones repetidas manteniendo abierta la posibilidad de incluyan una norma de reciprocidad y no un mero cálculo egoísta. La norma de reciprocidad contiene sin duda un interés parcial en beneficios para *Ego* (PRICE et. al., 2002); pero prohíbe específicamente los beneficios obtenidos a expensas de otros y prescribe el castigo para quienes los procuren. Este balance entre el *Ego* y *Alter* es lo propio de las normas de equidad. ¿Podrían diseñarse experimentos para confirmar la operación de una norma de reciprocidad en dilemas de prisioneros repetidos entre dos jugadores? No hay razón para pensar que ello es imposible, aunque los experimentadores necesitarán ejercitar su inventiva por las razones expuestas arriba. Una línea de pensamiento promisorio, sostengo, ha estado presente en la teoría evolucionista al menos desde Trivers (1971), a saber, que los egoístas no están bien dotados para practicar el altruismo recíproco. Son cicateros; con su insistencia en un balance perfecto de intercambios arruinan no sólo las amistades (SILK, 2003), sino también las sociedades de intereses comunes (KO-

LLOCK, 1993; DE VOS, 2001); y generalmente están atentos a las posibilidades de hacer trampa con sutileza (TRIVERS, 1971), errando a menudo en sus cálculos y arruinando su reputación (FRANK, 1988). Por tanto, una posibilidad es examinar parejas de sujetos que juegan dilemas de prisioneros repetidos e indagar si usan “sistemas de contabilidad relajados o flexibles” (KOLLOCK, 1993), en lugar de sistemas rígidos al estilo de TFT. Los sistemas relajados tienen sentido sólo cuando hay confianza entre las contrapartes; y la generación de confianza descansa, muy plausiblemente, en la emisión de señales confiables de un genuino carácter y motivación altruista (TRIVERS, 1971). Los defensores de la reciprocidad fuerte le han dado por lo general una mala prensa al altruismo recíproco. No carecería por ello de ironía que Trivers volviera a merecer la atención de los investigadores en el área como una fuente inexplorada del rol de la motivación altruista en la evolución de la cooperación humana. En cualquier caso, hay evidencia para afirmar que las motivaciones normativas son el soporte próximo de todas las estrategias exitosas para la cooperación humana. Esta es una constante del proyecto de la explicación evolucionista de la moral, desde Darwin hasta los desarrollos más recientes. Significa que la cooperación humana se separa de otras formas de cooperación entre organismos gracias a mecanismos psicológico-normativos, y que ellos deben ser el objetivo principal de la explicación evolucionista.²

Reconocimientos

Agradezco el apoyo brindado por la *Universidad Nacional de Colombia* y por el *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research*.

Referências bibliográficas

ALEXANDER, R. D. *The biology of moral systems*. Hawthorne: A. de Gruyter, 1987.

AXELROD, R. M. *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books, 1984.

AXELROD, R.; HAMILTON, W. D. The evolution of cooperation. *Science*, v. 211, n. 4489, p. 1390-1396, Mar. 1981.

BLOUNT, S. When social outcomes aren't fair: the effect of causal attributions on preferences. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, v. 63, n. 2, p. 131-144, 1995.

BOERLIJST, M. C.; NOWAK, M. A.; SIGMUND, K. The logic of contrition. *Journal of Theoretical Biology*, v. 185, n. 3, p. 281-293, Apr. 1997.

² Posterior a este capítulo, el autor desarrolló algunos puntos pertinentes para la teoría evolucionista de la cooperación en las siguientes publicaciones: Rosas, 2012a, 2012b.

- BOYD, R. et al. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 100, n. 6, p. 3531-3535, Mar. 2003.
- BOYD, R.; RICHERSON, P. J. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology*, v. 13, n. 3, p. 171-195, May 1992.
- BOYD, R.; RICHERSON, P. J. The evolution of reciprocity in sizable groups. *Journal of Theoretical Biology*, v. 132, n. 3, p. 337-356, Jun. 1988.
- BROSNAN, S. F.; WAAL, F. B. M. de. A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, v. 13, n. 1, p. 129-152, 2002.
- BURNHAM, T. C.; JOHNSON, D. D. P. The biological and evolutionary logic of human cooperation. *Analyse & Kritik*, v. 27, p. 113-135, 2005.
- CLEMENTS, K. C.; STEPHENS, D. W. Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the prisoner's dilemma. *Animal Behaviour*, v. 50, n. 2, p. 527-535, Aug. 1995.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; PARKER, G. A. Punishment in animal societies. *Nature*, v. 373, n. 6511, p. 209-216, Jan. 1995.
- CONNOR, R. C. Altruism among non-relatives: alternatives to the Prisoner's Dilemma. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 2, p. 84-86, Feb. 1995.
- CONNOR, R. C. Pseudo-reciprocity: investing in mutualism. *Animal Behaviour*, v. 34, n. 5, p. 1562-1566, Oct. 1986.
- DARWIN, C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. New York: New York University Press, 1989.
- DAWES, R. Social Dilemmas. *Annual Review of Psychology*, v.31, p.169-193, 1980.
- DE WAAL, F. B. M.. Attitudinal Reciprocity in Food Sharing among Brown Capuchin Monkeys. *Animal Behaviour*, v. 60, p. 253-361, 2000.
- DE VOS, H.; SMANIOTTO, R.; ELSAS, D. A. Reciprocal altruism under conditions of partner selection. *Rationality and Society*, v. 13, n. 2, p. 139-183, 2001.
- DUGATKIN, L. A. Animal cooperation among unrelated individuals. *Naturwissenschaften*, v. 89, n. 12, p. 533-541, Dec. 2002.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. The evolution of cooperation in mobile organisms. *Animal Behaviour*, v. 45, n. 4, p. 747-757, Apr. 1993.

- FALK, A.; FEHR, E.; FISCHBACHER, U. On the nature of fair behavior. *Economic Inquiry*, v. 41, n. 1, p. 20-26, 2003.
- FALK, A.; FISCHBACHER, U. A theory of reciprocity. *Games and Economic Behavior*, v. 54, n. 2, p. 293-315, Feb. 2006.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. Social norms and human cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, v. 8, n. 4, p. 185-190, Apr. 2004a.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. The nature of human altruism. *Nature*, v. 425, p. 785-791, Oct. 2003.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. Third party sanctions and social norms. *Evolution and Human Behavior*, v. 25, n. 2, p. 63-87, Mar. 2004b.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U.; GÄCHTER S. Strong reciprocity, human cooperation and the enforcement of social norms. *Human Nature*, v. 13, n. 1, p. 1-25, Mar. 2002.
- FEHR, E.; GÄCHTER, S. Cooperation and punishment in public goods experiments. *American Economic Review*, v. 90, n. 4, p. 980-994, 2000.
- FEHR, E; GÄCHTER, S. Altruistic punishment in humans. *Nature*, v. 415, p. 137-140, Jan. 2002.
- FISCHBACHER, U.; GÄCHTER, S. *Heterogeneous social preferences and the dynamics of free riding in public good experiments*. CeDEx Discussion Paper No. 2008-07. Disponível em: <<http://www.nottingham.ac.uk/economics/cedex/papers/2008-07.pdf>>. Acesso em: 03 mai. 2010.
- FISCHBACHER, U.; GÄCHTER, S.; FEHR E. Are people conditionally cooperative? Evidence from a public goods experiment. *Economic Letters*, v. 71, n. 3, p. 397-404, Jun. 2001.
- FISCHER, E. A. Simultaneous hermaphroditism, tit-for-tat, and the evolutionary stability of social systems. *Ethology and Sociobiology*, v. 9, n. 2-4, p. 119-136., Jul. 1988.
- FRANK, R. H. *Passions within reason: the strategic role of the emotions*. New York: Norton, 1988.
- GIBBARD, A. Norms, discussion, and ritual: evolutionary puzzles. *Ethics*, v. 100, n. 4, p. 787-802, Jul. 1990.
- GINTIS, H. et al. Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior*, v. 24, n. 3, p. 153-172, May 2003.
- GINTIS, H. Strong reciprocity and human sociality. *Journal of Theoretical Biology*, v. 206, n. 2, p. 169-179, Sept. 2000.

GOULDNER, A. W. The norm of reciprocity: a preliminary statement. *American Sociological Review*, v. 25, n. 2, p. 161-178, Apr. 1960.

HAMMERSTEIN, P. Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: HAMMERSTEIN, P. (Ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003. p. 83-93.

HART, B. L.; HART, L. A. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, v. 44, n. 6, p. 1073-1083, Dec. 1992.

HAUSER, M. D. Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, v. 89, n. 24, p. 12137-12139, Dec. 1992.

HAWKES, K. Why hunter-gatherers work: an ancient version of the problem of public goods. *Current Anthropology*, v. 34, n. 4, p. 341-361, 1993.

HENRICH, J. et al. Costly punishment across human societies. *Science*, v. 312, n. 5781, p. 1767-1770, Jun. 2006.

JONES, N. G. B. Tolerated theft: suggestions about the ecology and evolution of sharing, hoarding, and scrounging. *Social Science Information*, v. 26, n. 1, p. 31-54, 1987.

KOLLOCK, P. An eye for an eye leaves everyone blind: cooperation and accounting systems. *American Sociological Review*, v. 58, n. 6, p. 768-786, Dec. 1993.

MAYNARD SMITH, J. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

MILINSKI, M. et al. Cooperation through indirect reciprocity: image scoring or standing strategy? *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, v. 268, n. 1484, p. 2495-2501, Dec. 2001.

MILINSKI, M.; SEMMANN, D.; KRAMBECK, H-J. Reputation helps solve the 'tragedy of the commons'. *Nature*, v. 415, p. 424-426, Jan. 2002.

NESSE, R. M. Runaway social selection for displays of partner value and altruism. *Biological Theory*, v. 2, n. 2, p. 143-155, 2007.

NOË, R. A veto game played by baboons: a challenge to the use of the Prisoner's Dilemma as a paradigm for reciprocity and cooperation. *Animal Behaviour*, v. 39, n. 1, p. 78-90, Jan. 1990.

NOWAK, M. A.; SIGMUND, K. The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 194, n. 4, p. 561-574, Oct. 1998.

- OHTSUKI, H.; IWASA, Y. How should we define goodness? Reputation dynamics in indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 231, n. 1, p. 107-120, Nov. 2004.
- OSTROM, E. Collective action and the evolution of social norms. *Journal of Economic Perspectives*, v. 14, n. 3, p. 137-158, 2000.
- PANCHANATHAN, K.; BOYD, R. Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem. *Nature*, v. 432, n. 7016, p. 499-502, Nov. 2004.
- PANCHANATHAN, K.; BOYD, R. A tale of two defectors: the importance of standing for evolution of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 224, n. 1, p. 115-126, Sept. 2003.
- PRICE, M. E.; COSMIDES, L.; TOOBY, J. Punitive sentiment as an anti-free rider psychological device. *Evolution and Human Behavior*, v. 23, n. 3, p. 203-231, May 2002.
- RICHARDS, R. J. *Darwin and the emergence of evolutionary theories of mind and behavior*. Chicago: University of Chicago Press, 1987.
- ROCKENBACH, B.; MILINSKI, M. The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment. *Nature*, v. 444, n. 7120, p. 718-723, Dec. 2006.
- ROSAS, A. Beyond the sociobiological dilemma: social emotions and the evolution of morality. *ZYGON: Journal of Religion & Science*, v. 42, n. 3, p. 685-699, Aug. 2007.
- ROSAS, A. The return of reciprocity: a psychological approach to the evolution of cooperation. *Biology and Philosophy*, v. 23, n. 4, p. 555-566, Sept. 2008.
- ROSAS, A. Disentangling social preferences from group selection. *Biological Theory*, v. 6, n. 2, p. 169-175, 2012a.
- ROSAS, A. Towards a unified theory of reciprocity. Comment to Guala, F. (2012) Reciprocity: Weak or Strong? What Punishment Experiments Do (and Do Not) Demonstrate. *Behavioural and Brain Sciences*, v. 35, n.1, p. 36-37, 2012b.
- SIGMUND, K. Punish or perish? Retaliation and collaboration among humans. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, n. 11, p. 593-600, Nov. 2007.
- SILK, J. B. Cooperation without counting: the puzzle of friendship. In: HAMMERS-TEIN, P. (Ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003.
- SOBER E.; WILSON, D. S. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1998.
- SRIPADA, C. S. Punishment and the strategic structure of moral systems. *Biology and Philosophy*, v. 20, n. 4, p. 767-789, Sept. 2005.

SRIPADA, C. S.; STICH, S. A framework for the psychology of norms. In: CARRUTHERS P.; LAURENCE S.; STICH, S. (Ed.). *The innate mind*. New York: Oxford University Press, 2006. p. 280-301.

STEVENS, J. R. The selfish nature of generosity: harassment and food sharing in primates. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, v. 271, n. 1538, p. 451-456, Mar. 2004.

STEVENS, J. R.; CUSHMAN, F. A.; HAUSER, M. D. Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 36, p. 499-518, Dec. 2005.

STEVENS, J. R.; HAUSER, M. D. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, v. 8, n. 2, p. 60-65, Feb. 2004.

SUGDEN, R. *The economics of rights, cooperation and welfare*. Oxford: WileyBlackwell, 1986.

TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, v. 46, n. 1, p. 35-57, Mar. 1971.

WAAL, F. B. M. de. Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, v. 60, n. 2, p. 253-261, Aug. 2000.

YAMAGISHI, T. et al. You can judge a book by its cover: evidence that cheaters may look different from cooperators. *Evolution and Human Behavior*, v. 24, n. 4, p. 290-301, Jul. 2003.

Parte II

Traduções

REDUACIONISMO EM BIOLOGIA: UMA TOMOGRAFIA DA RELAÇÃO BIOLOGIA-SOCIEDADE

Sergio F. Martínez*

1 Introdução

O tema do reducionismo está associado a discussões de diversos tipos, que podem ser encontradas ao longo de toda a história da ciência e da filosofia da ciência. É possível distinguir vários tipos de propostas com respeito ao que é o reducionismo. Normalmente, em filosofia da ciência, costuma-se distinguir três tipos de propostas. Por um lado, fala-se do reducionismo como uma tese metafísica; por outro, como uma tese sobre a natureza das explicações científicas e, em terceiro lugar, fala-se do reducionismo como um programa de investigação. Esses três tipos de tese estão estreitamente relacionados entre si, mas inicialmente é útil diferenciá-los para podermos compreender aspectos importantes das discussões sobre o tema do reducionismo.

O reducionismo é entendido como uma *tese metafísica* de várias maneiras, mas para nós é suficiente entendê-lo, nesse sentido, como uma tentativa de desenvolver a tese fisicalista segundo a qual todos os fatos estão determinados pelos fatos físicos (algo que, muitas vezes, é conhecido como uma relação de superveniência). Mas, em geral, a ideia é que os fatos dos quais a ciência trata são de um mesmo tipo ou, pelo menos, podem ser decompostos em fatos de um mesmo tipo.¹

* Agradeço a Paulo Abrantes por seus comentários a uma primeira versão deste trabalho.

¹ Essa maneira de caracterizar a tese metafísica é muito sucinta, mas suficiente para nossos propósitos, dado que o que nos interessa é como certas versões da tese passam a fazer parte de outras versões da tese reducionista, o que tem levado muitos filósofos a sugerir que a elaboração dessa tese metafísica é o núcleo da discussão sobre reducionismo. Por razões que ficam claras mais adiante, nós pensamos que esse não é o caso. A tese metafísica não é independente da maneira como entendemos outras teses reducionistas.

Em outras discussões, o reducionismo é entendido como uma *tese sobre a natureza das explicações científicas*. Há várias maneiras de formular esse tipo de tese. De acordo com uma proposta desenvolvida pelo empirismo lógico de meados do século XX, as explicações científicas são argumentos. Uma versão muito famosa desse modelo de explicação é o modelo N-D, desenvolvido principalmente por Hempel e Nagel. Uma explicação N-D é um argumento dedutivo no qual as premissas incluem pelo menos uma lei universal, e a conclusão é o que se quer explicar (o *explanandum*). De acordo com o empirismo lógico, as explicações utilizadas nas diversas disciplinas científicas precisariam ser reformuladas como explicações N-D. Por exemplo, as explicações funcionais (o tipo de explicação que apela para o poder explicativo que tem, por exemplo, a função de um órgão ou de um dispositivo), tão utilizadas nas ciências sociais e na biologia, deveriam ser reformuladas como derivações a partir de leis gerais. Em biologia evolutiva, pelo menos usualmente, entende-se que isto implica que se faça referência a tipos de coisas que são produto de uma etiologia evolutiva, e então coloca-se o desafio de como reformular a explicação em termos de leis e condições iniciais, como requer o modelo N-D. Nesse marco de ideias foi desenvolvida uma versão muito influente do reducionismo explicativo, segundo a qual qualquer explicação na ciência deve ser reformulada como uma explicação nomológico-dedutiva (N-D). Ernest Nagel escreveu vários trabalhos em que tentava desenvolver esse projeto (em particular, NAGEL, 1979). Este tipo de reformulação teria que ser feita com todas aquelas explicações que consideramos “científicas”. Hempel, por sua vez, escreveu diversos textos tentando fazer ver como as explicações utilizadas em história podem ser reformuladas como explicações N-D e que, portanto, nessa medida, podem ser consideradas científicas. Tanto Hempel como Nagel consideravam que, em geral, toda explicação em ciência podia, em última instância, ser analisada em termos do modelo de explicação N-D. Isto serviu como base para a formulação precisa de um programa reducionista, na medida em que permitia estabelecer os critérios que deveria satisfazer qualquer relação de redução entre duas teorias. Uma teoria seria reduzida a outra à medida que os termos teóricos da primeira fossem definíveis e suas leis deriváveis da segunda.

Por diferentes razões, as propostas do empirismo lógico atualmente não são consideradas satisfatórias. E, à medida que surgiram outras propostas, foram sendo desenvolvidas formas alternativas de modelar a redução entendida como uma relação entre teorias. Mas, talvez, o tipo de reducionismo explicativo mais conhecido, e mais desenvolvido como alternativa para as propostas lógico-empiristas, é o que está associado com o mecanicismo entendido como modelo explicativo. Há duas versões do mecanicismo como modelo explicativo, e ambas podem ser encontradas em Descartes e já sugeridas (implicitamente) em discussões da tese do “homem-máquina”. Em sua primeira versão, o mecanicismo consiste na ideia de que as leis que regem a relação parte-todo dos mecanismos, que Descartes identificava com as leis da física, podiam explicar as propriedades de todas as coisas materiais, incluindo os seres vivos.

Assim, à medida que se considera que os fenômenos empíricos são o produto de diversos mecanismos explicáveis pelas leis da física, uma forma de entender o mecanicismo é como uma proposta no sentido de reduzir os fenômenos empíricos às leis da física. A famosa tese de Galileu de que o livro do universo estaria escrito em linguagem da matemática, também aponta um reducionismo deste tipo. É um tipo de reducionismo associado ao desenvolvimento do newtonianismo como modelo explicativo e, em particular, à ideia de que a ciência tenta, em última instância, identificar as leis universais que descrevem os processos do mundo. O modelo nomológico-dedutivo (N-D) de explicação pode ser visto como uma continuação dessa ideia.

Desde Descartes, contudo, essa ideia confunde-se com a ideia mecanicista de que os diferentes sistemas do mundo são mecanismos-máquinas que diferem apenas em sua complexidade, e é promovida ao mesmo tempo que aquela ideia. A partir desta perspectiva, os fenômenos do mundo são resultado de processos de interação entre esses mecanismos. Esse tipo de mecanicismo pode ser chamado de fenomênico. De um ponto de vista epistêmico, a proposta nomológica-mecanicista e a fenomênica-mecanicista são independentes; pode ou não haver leis universais e, de qualquer modo, talvez possamos entender todo fenômeno como uma interação complexa de mecanismos-máquinas, cada um dos quais estaria composto por partes cujo funcionamento explicaria o comportamento do todo. O mecanicismo nomológico tem sido muito importante no desenvolvimento da física teórica e, sobretudo, no desenvolvimento da ideia de que a física pode nos dar uma *teoria de tudo*, enquanto a ideia mecanicista tem sido muito importante no desenvolvimento da ciência experimental.

Harvey, em seus famosos trabalhos sobre a circulação do sangue, comparava o sistema circulatório com um sistema de dutos e o coração com uma bomba que fazia o sangue circular. O funcionamento de um organismo vivo, visto desta perspectiva, é um mecanismo complexo feito de partes que, em última instância, obedecem a leis mecânicas. Essa é a base sobre a qual inicia-se a fisiologia experimental.

Outra maneira bastante comum de entender o reducionismo é vê-lo como um *programa de investigação*. A partir dessa perspectiva, o reducionismo é um projeto, uma vez que entende a ciência como um tipo distintivo de atividade ou conhecimento e, portanto, busca dar conta da maneira como a ciência se articula em unidades epistêmicas que devem ser o foco da análise filosófica. Normalmente assume-se que essas unidades são teorias, mas também podem ser práticas ou tradições. Em maior ou menor grau, dependendo de como se entendam estas unidades e, especialmente, de como se entenda o que é uma teoria ou uma prática, esse tipo de reducionismo estará acompanhado de pressupostos ontológicos, que não podem ser entendidos da perspectiva de um reducionismo metafísico centrado no fisicalismo. Em Carnap, por exemplo, o reducionismo era pensado como um programa dirigido a dar conta da unidade da ciência por meio da aceitação de uma linguagem fisicalista, tida como a linguagem universal da ciência; a linguagem fisicalista seria aquela em que todo conhecimento científico deveria ser

formulado. Carnap tenta mostrar, em um famoso artigo de 1932, como até mesmo os enunciados psicológicos poderiam ser formulados nessa linguagem (Carnap, 1932). Uma série de objeções ao projeto de Carnap levaram ao seu abandono.

Utilizando a distinção de Frege entre sentido e referência, vários autores propuseram-se (a partir da década de cinquenta do século passado) a reformular o programa reducionista entendido como um programa com base na ideia de que a ciência compartilha referentes, mesmo que essa referência seja feita por meio de frases que possuem significados diferentes. Por exemplo, a dor pode ser vista como idêntica ao processo neuronal de ativação de fibras C se, efetivamente, diferentes expressões que se referem à dor referem-se ao mesmo tipo de processo ou fato. Em um livro recente, Bickle sugere que as neurociências contemporâneas se guiam por um programa reducionista à medida que somente explicações no nível molecular são consideradas realmente explicativas (BICKLE, 2003). No caso de Bickle, assim como no caso de muitos outros reducionistas, o reducionismo como programa de investigação está associado a um reducionismo explicativo que articula uma tese metafísica com o programa de investigação.

Se, como alguns autores hoje em dia sustentam, diversas explicações científicas, em particular na biologia, não podem ser entendidas como explicações cujo poder explicativo provém da possibilidade de derivar o que se quer explicar de leis universais, então o programa reducionista tem que depender de algum outro tipo de ontologia que o sustente. Ou seja, se as explicações no nível molecular não se distinguem ontologicamente por sua derivação de leis universais (próprias do nível molecular), então é necessário contar com alguma forma de identificar as explicações genuínas, e isto requer pressupostos ontológicos de algum tipo. Normalmente, este outro tipo de ontologia é alguma proposta a respeito da ubiquidade e capacidade explicativa de mecanismos.

1.1 Mecanismos fenomênicos, ou o que é um relógio?

Não é fácil de articular, contudo, *uma proposta do que seja um programa mecanicista que não descanse no poder explicativo de leis irrestritas, e que chamaremos de mecanicismo fenomênico*. Como podemos caracterizar um mecanismo de um modo suficientemente geral sem apelar para leis irrestritas (universais), de tal forma que seja possível dar conta das explicações em diferentes tipos de ciência como sustentadas em mecanismos? À primeira vista, pode parecer óbvio. É importante notar que este tipo de reducionismo requer, implicitamente, que a tese metafísica de fundo não mais consista na simples redução a fatos físicos; pelo contrário, entende-se que a redução ocorre com respeito a “mecanismos”. A partir de Descartes pensou-se que um mecanismo pode caracterizar-se por princípios de organização espacial. A ideia é que um mecanismo tem partes que se movimentam de maneira coordenada em um espaço confinado, e que essas partes têm a capacidade de manter essa organização espacial ao longo do tempo. Nesse sentido, um relógio mecânico tradicional é um exemplo de mecanismo. Mas, para começar, não

é claro que um relógio tenha que ser um relógio “mecânico tradicional” e, portanto, não é claro como podemos estabelecer critérios suficientemente gerais de modo a sustentar o poder explicativo de um mecanismo ao qual atribuímos a função de nos dizer a hora, partindo do pressuposto de organização espacial (sem assumir leis universais que dariam sustentação, em última instância, a esse poder explicativo).

É possível que um relógio funcione com algumas partes que estão em um satélite ao redor da lua, e outras em um satélite ao redor da Terra. Este é um “mecanismo” possível, mas nesse caso não se cumpre o requisito de coordenação espacial. É claro que, nesse caso particular, seria fácil modificar o que entendemos por organização espacial, de tal maneira que possamos explicar o mecanismo em questão como sustentado em organização espacial. Por exemplo, as partes que estão ao redor da lua, de um lado, e as partes que estão ao redor da Terra, de outro, cumprem o requisito de organização espacial. Mas o difícil é formular princípios capazes de dar conta da diversa variedade de situações que parecem se afastar de casos tão paradigmáticos como “um relógio tradicional”. A maneira como modificaríamos a ideia de organização espacial, no caso anterior, não seria a mesma no caso de um relógio cujas partes são a sombra de um poste e um círculo graduado construído no chão. Mas se não existe uma forma de entender organização espacial que não dependa da determinação de contextos específicos, então esses contextos específicos precisam contribuir, de algum modo, para o poder explicativo, e explicar como é que isso ocorre, ou seja, como esse “contextualismo” faz parte do modo em que o mundo é feito. E isto não é uma tarefa trivial. No exemplo anterior, uma alternativa seria dizer que há relógios que não são mecanismos e que um relógio como um relógio de sol não é um mecanismo. Mas como fazemos a distinção entre relógio-mecanismo e relógio-não-mecanismo? Um relógio de areia é um mecanismo? Parece que responder a esta pergunta nos coloca em um círculo vicioso, uma vez que requer que disponhamos de um princípio geral como aquele que afirma que um mecanismo pode caracterizar-se pela organização espacial de suas partes.

Outra alternativa é começar caracterizando o que entendemos por um relógio, para depois caracterizar um subconjunto desses relógios como “mecânicos”. A ideia usual é que um relógio caracteriza-se por sua função: indicar a hora. Caracterizar um relógio por sua função (indicar-nos a hora) é um bom princípio, mas não pode ser tudo. Os japoneses adaptaram o mecanismo de relógios tradicionais europeus do século XVI, transformando-o em um mecanismo-relógio que marcava as horas de acordo com o costume japonês. Para os japoneses, existiam 6 unidades de tempo (horas) entre o amanhecer e o entardecer, o que fazia com que as horas fossem mais ou menos curtas dependendo da estação do ano. Isso conta como sendo um relógio? Não vejo por que não, embora o exemplo mostre que aquilo que entendemos como função do relógio depende de um contexto cultural. Isso aponta um problema geral: não é fácil determinar qual é a função de um dispositivo e é possível argumentar que um dispositivo não tem uma função que possa ser associada a ele de maneira unívoca.

Finalmente, outro problema para apoiar a força explicativa de um mecanismo em um certo tipo de organização (que seria próprio daquilo que devemos entender por mecanismo) é que os diferentes sentidos em que se fala de mecanismos — em geologia, neurociências e teoria da evolução, por exemplo — não podem ser caracterizados, de modo óbvio, como casos particulares de um mesmo conceito de mecanismo. Um exemplo do tipo de mecanismos utilizados como parte central de explicações nas neurociências é o seguinte. Para explicar a liberação de neurotransmissores mostra-se que a despolarização abre canais de Ca^{2+} , e que isso permite que Ca^{2+} se difunda na célula e que vesículas grudem na membrana formando um certo tipo de complexo etc. Por outro lado, em geologia, fala-se de mecanismos de movimentos de placas tectônicas e, na teoria da evolução, fala-se da seleção natural como mecanismo.

Essas coisas são muito diferentes, e não fica claro que estejamos falando da mesma coisa quando usamos o termo ‘mecanismo’ nesses diferentes casos. Isto pode sugerir que o conceito de mecanismo não é um conceito suficientemente estável (a menos que o contexto de uso desempenhe um papel em estabilizar esse conceito) para responder pelo poder explicativo das explicações mecanicistas.

Pois bem, se não pretendemos encontrar o ponto de apoio das explicações mecanicistas em uma suposta caracterização da organização de mecanismos, podemos aceitar tudo o que foi dito acima — especialmente aceitar que os usos do termo ‘mecanismo’ podem ser, de fato, muito diferentes — e considerar que não estamos fazendo nada além de descrever relações de causa e efeito de tipos muito diversos. Mas, nesse caso, o termo ‘mecanismo’ está sendo usado meramente como um modo de falar sobre complexas inter-relações causa-efeito.

A questão é que falar de mecanismos como algo mais do que uma mera descrição de relações causa-efeito, sugere que a maneira como estão organizados os diferentes componentes que desempenham um papel na explicação de um processo causal tem um papel indispensável na explicação. É problemático, no entanto, dar conta do papel da organização das partes como algo mais do que a soma de relações causa-efeito das partes². Por outro lado, ao se evitar enfrentar esse problema dizendo que as explicações são meras descrições de relações causa-efeito, perde-se de vista a importância da organização das partes e sua relação com a função de mecanismos específicos, algo que parece ser crucial em muitas explicações que apelam a mecanismos.

Outra dificuldade para um programa reducionista mecanicista surge do reconhecimento de que as propriedades mentais, ou as funções biológicas, por exemplo, não podem ser identificadas com as propriedades físicas, porque as propriedades e funções mentais podem ser realizadas de diferentes maneiras. Em geral, chega-se inclusive a reconhecer que há diversas formas por meio das quais uma configuração de estados ou processos físicos pode resultar em um processo descrito por uma teoria não física.

² Em Brandon (1985).

Portanto, o programa reducionista parece perder sua orientação epistêmica, à medida que se perde de vista a maneira pela qual o reducionismo ajudaria a entender a ciência como descrevendo um mundo constituído por uma série de mecanismos interligados.

2 Reduccionismo e unidade da ciência

Há muitas maneiras diferentes pelas quais um programa reducionista pode superar as dificuldades mencionadas acima. O único ponto importante para nós é deixar claro que as três diferentes propostas tradicionais sobre o que é o reducionismo estão intimamente vinculadas e dependem do pressuposto de que a ciência possui uma unidade. Essa unidade é a expressão da base objetiva que as diferentes propostas reducionistas tentam capturar a partir de diferentes perspectivas.

O mecanicismo fenomênico e o mecanicismo nomológico são duas maneiras de caracterizar a ontologia básica sobre a qual descansa todo conhecimento científico. Como já mencionamos, o reducionismo explicativo e o metafísico não são dois projetos desvinculados, mas, sim, duas maneiras de ver um programa reducionista. Um exemplo histórico instrutivo de como um programa reducionista se relaciona com teses metafísicas é a discussão entre Neurath e Carnap sobre a origem da objetividade da ciência. A objetividade da ciência, para Neurath, provinha da capacidade da linguagem natural sustentar a objetividade de todo tipo de conhecimento³. As linguagens científicas podem e devem ser vistas, segundo Neurath, como dialetos especializados, mas dialetos cuja sustentação objetiva provém, em última instância, da linguagem comum, não de sua tradução para um modo formal; é a linguagem comum que dá a sustentação objetiva necessária para dar conta da objetividade do conhecimento científico. Para Carnap, pelo contrário, a objetividade da ciência descansava, em última instância, em uma estrutura lógica, subjacente às teorias e à linguagem comum, uma estrutura que presta apoio objetivo às leis universais — das quais as leis restritas que descrevem os fenômenos em um laboratório ou em muitas aplicações científicas são casos especiais.

Portanto, não é surpreendente que a discussão sobre reducionismo tenha avançado bastante, uma vez que começaram a ser feitas distinções importantes entre tipos de programas reducionistas.

William Wimsatt destacou a importância de distinguir dois tipos de reducionismo, os quais podem ser vistos como associados a programas reducionistas diferentes⁴. O primeiro tipo de reducionismo é aquele que desempenha um papel importante na caracterização da sucessão de teorias. Uma redução, nesse sentido, é uma relação entre estruturas teóricas por meio da qual, tipicamente, uma teoria se transforma em outra (utilizando aproximações e outros tipos de restrições não lógicas). Assim, por exemplo, diz-se que a teoria especial da relatividade é reduzida à mecânica clássica no limite em

³ Ver, por exemplo, Neurath (1932) e Carnap (1932).

⁴ Ver, por exemplo, Wimsatt (2006).

que as velocidades são pequenas (comparadas à velocidade da luz). O reducionismo, nesse sentido, desempenha um papel regulador, à medida que proporciona pontos de referência que ajudam a decidir em quais situações podemos usar uma teoria mais simples e em quais precisamos de uma teoria mais complexa que nos ofereça uma melhor aproximação dos fenômenos. Se queremos calcular a órbita de um satélite, podemos usar a mecânica clássica quando a velocidade do satélite é pequena e estão dadas outras condições. É claro que a relação de redução como sucessão é assimétrica e não transitiva: não apenas porque os tipos de relações de aproximação ou semelhança que estão em jogo não necessariamente se estendem além das relações em questão, mas porque as relações sempre ocorrem com respeito a um tipo de modelo ou a um tipo de aplicação. Por exemplo, diz-se que a genética molecular é uma teoria que está em relação de redução como sucessão com respeito à genética mendeliana. Mas não tem sentido perguntar se há uma relação de redução entre a teoria da pangênese de Darwin e a teoria de Mendel. Ou, no mínimo, essa pergunta seria independente da relação de redução entre a genética mendeliana e a molecular.

O segundo tipo de reducionismo envolve o uso de identidades e localizações de mecanismos causais, os quais permitem dar conta de fenômenos em um nível mais alto de organização, em termos de processos que ocorrem em níveis “inferiores” de organização. Este segundo tipo de reducionismo apresenta uma redução como uma relação de explicação, *mas explicação, aqui, não mais se entende como uma explicação N-D (ou, de modo mais geral, como uma explicação baseada em leis universais), mas como uma explicação causal que pode ser formulada de maneiras muito diversas, em termos de mecanismos, modelos, leis não universais etc. Ou seja, uma relação de redução não precisa mais se dar entre teorias, mas possivelmente entre modelos, mecanismos etc.* Se, por exemplo, identificamos um mesmo mecanismo em duas teorias (e cujo papel causal nas diferentes teorias seja o mesmo), então podemos falar de uma redução entre teorias. Kenneth Waters, por exemplo, mostra que o que ele chama de princípio gerador de diferença (diferenças em genes causam diferenças em fenótipos) funciona tanto na genética clássica como na genética molecular. Assim, esse princípio permite estabelecer uma relação de redução entre essas teorias⁵. Mas a redução não ocorre, propriamente falando, entre teorias. Na verdade, o que se estabelece (pelo menos *prima facie*) é uma relação entre mecanismos descritos em diferentes níveis de organização. Os fatores mendelianos podem ser descritos nos cromossomos por meio da hipótese de Sutton-Boveri (ver DARDEN, 1991) ou por meio de mapeamentos de ligações (WIMSATT, 1992) ou bem mediante uma série de mecanismos próprios da genética molecular. O interessante é que quanto mais detalhados são os mecanismos, menos sentido faz falar em redução entre “níveis”; em vez disso, cada vez mais o que parece ser importante é a caracterização de diferentes tipos de mecanismos ou processos como partes de sistemas complexos.

⁵ Waters (1994).

Assim, novamente chegamos ao mesmo ponto: conforme avançamos no projeto de identificar a grande variedade de mecanismos que os processos naturais geram, vamos nos afastando cada vez mais de uma das motivações centrais do reducionismo — a ideia de que a ciência tem uma unidade que é epistemicamente significativa. Dado que se pensa, por exemplo, que as explicações no nível molecular são fundamentais, então temos um modo de entender a unidade da biologia, ou das ciências cognitivas. Mas, uma vez que sublinhemos a importância da diversidade de mecanismos, essa ideia de unidade tende a se perder. Alguns filósofos da ciência, hoje em dia, concluem que a ciência não está unificada. Mas isso requer que se responda, de uma ou de outra maneira, à pergunta sobre o que torna o conhecimento científico valorativamente diferente do tipo de crenças associadas com a alquimia e outros sistemas supersticiosos de crenças.

2.1 O problema do reducionismo através da tese da unidade da ciência e das relações parte-todo

Um modo de tentar caracterizar uma ideia de unidade da ciência, mesmo que seja mais fraca que a tradicional, poderia ser por meio de uma análise da relação parte-todo. Por exemplo, por meio de algum tipo de modelo da relação parte-todo que nos ajude a caracterizar mecanismos como algo mais que a mera organização espacial e que, idealmente, ajude-nos a entender a unidade da ciência. Mas isso opõe-se a ideias muito difundidas, segundo as quais a relação parte-todo pode ser reduzida a explicações em termos de leis fisicalistas e que, portanto, as identificações que podemos fazer de diferentes mecanismos são simplesmente um modo útil, ou esteticamente chamativo, de referir-se a leis de correspondência (KIM, 2005). Contudo, esse fisicalismo é difícil de se manter.

Como Wimsatt (2006) mostra, as identificações em questão, à medida que expressam relações parte-todo, têm uma capacidade de predição e explicação que vai além da que pode proporcionar uma mera lista de correspondências. Por exemplo, por meio de diferentes modelos da teoria cromossômica da herança são propostas identidades, e elas têm uma capacidade de predição que não pode ser entendida sem levar em consideração que os sistemas nos quais ocorrem esses mecanismos impõem restrições a eles, as quais limitam as possíveis opções de relação entre tipos de coisas em diferentes níveis de organização e, nessa medida, permitem que cheguemos a explicações confiáveis. Em outras palavras, a velha discussão sobre a irreduzibilidade da relação parte-todo que geralmente se conhece como “holismo”, vincula-se através deste tipo de discussão ao tipo de reducionismo explicativo de que falávamos anteriormente. Isso sugere um modo de entender a unidade da ciência por meio desse tipo de identificação local entre mecanismos.

A ciência não é um todo unificado a partir da possibilidade de “reduzir” todo processo a um nível fundamental. A unificação é provisória e derogável, e refere-se à

integração de processos complexos que tendem a apoiar-se mutuamente na geração de explicações e predições exitosas. Há diferentes propostas neste sentido. Carl Craver, por exemplo, sugere que a unidade da ciência deve ser entendida como um mosaico: uma diversidade de explicações (mecanicistas) que se encaixam umas nas outras à medida que contribuem para o entendimento de processos complexos em diferentes níveis de organização (ver CRAVER, 2007, capítulo 7, em particular). Ideias similares têm sido sugeridas por Wimsatt (ver, por exemplo, WIMSATT, 2007, parte III), que enfatiza que *diferentes teorias e explicações muitas vezes não podem ser reduzidas uma à outra, no sentido de que não podem ser entendidas como redutíveis a um nível fundamental. Pelo contrário, devem ser vistas como recursos complementares, requeridos para se entender um processo complexo*⁶. É essa trama de “reduções” que é significativa epistemicamente. Isso é compatível com a “irreducibilidade” do todo com respeito às partes. Essa é uma proposta que exigiria maior elaboração do que podemos apresentar aqui, mas dá uma ideia de para onde podemos orientar a discussão sobre o reducionismo, que vamos desenvolver mais adiante⁷.

Não se trata de duvidar de que hoje em dia o tipo de hierarquia espacial que constitui uma célula possa ser entendido, em grande medida, em termos de física molecular. Mecanismos ou forças tais como interações fracas, ligação de hidrogênio, ou transformações alostéricas permitem dar conta, em grande medida, das relações parte-todo que constituem hierarquias espaciais distintivas de diferentes células. A questão é saber até que ponto é completa essa redução e como desenvolver um modelo filosófico da irreducibilidade em questão. Esta é uma discussão importante em aberto (WINTHER, 2006), na qual não entraremos.

2.2 Representação e redução

Como Wimsatt e Sarkar mostraram (WIMSATT, 1974, 1986; SARKAR, 1998), qualquer tipo de redução requer *representação* e como se entendem estas representações é uma discussão importante que muitas vezes é deixada de lado. Uma representação, por exemplo, de um tipo de sistema, o representa por meio de aproximações e convenções que ajudam a delimitá-lo, dados certos pressupostos. *A mera distinção entre um sistema e seu entorno já faz parte de uma representação* (algo que tem sido posto em destaque por aqueles que promovem a chamada teoria dos sistemas de desenvolvimento — TSD (DST na sigla em inglês)⁸. O ponto crucial é que pressupostos implícitos no tipo de representação utilizada já envolvem uma maneira de diferenciar um sistema de seu entorno e, portanto, também certa caracterização das partes em relação ao todo. Devido

⁶ Esta ideia fraca de unidade é do tipo que Neurath tinha em mente quando propôs o projeto de desenvolver uma “Enciclopédia da ciência unificada”. Ver, por exemplo, o livro de Cartwright et al. (1996).

⁷ Alguns aspectos desta proposta são desenvolvidos em Martínez (2007).

⁸ Ver, por exemplo, Oyama et al. (2001).

a isso, a discussão sobre se um certo tipo de organização ou hierarquia é reduzido por meio de princípios físicos precisa levar em consideração a maneira como chegamos às representações dos processos sobre os quais estamos falando. Isso é crucial na medida em que não é óbvia a maneira como podemos distinguir a organização meramente espacial da organização causal. A organização espacial de uma célula não pode ser entendida como “instantânea”⁹. A maneira mais conspícua como as diferenças entre diversos tipos de organização entram na discussão sobre reducionismo (e entre organizações espacial e temporal, em particular) é pelo contraste que muitas vezes se faz entre estrutura e função. Mas é claro que estas diferenças vão além desse contraste. Para começar, organizações espacial e temporal (ou estrutura e função) não podem ser vistas como tipos naturais fixos; na verdade, devem ser vistas como dimensões de processos. Isso é crucial na hora de entender o papel desses diferentes tipos de organização em processos de desenvolvimento biológico. Assim, os processos ontogenéticos não podem ser decompostos simplesmente em organização espacial e organização temporal. Esses processos caracterizam-se por uma interação contínua entre as partes e os processos que, por sua vez, contribuem para a geração de novas partes e processos, e tudo isto não ocorre apenas na direção de um menor nível de organização para outro maior¹⁰.

O ressurgimento da importância da herança epigenética na evolução está muito relacionado com essa ideia. Maynard-Smith e Szathmáry falam em informação que é herdada em ciclos que envolvem processos que ocorrem entre níveis e que vão de maior para menor organização (e não apenas vice-versa) como “informação holista”. Nesses casos, diferentemente do que ocorre em sistemas de DNA, as partes, em um sentido importante, não existem independentemente do todo. Outro exemplo desse tipo de ciclos que envolvem informação holista é a maneira como interações entre tecidos na ontogenia explicam padrões de expressão de genes¹¹.

Em resumo, uma vez que abandonamos a ideia de que as explicações expostas na discussão sobre reducionismo são um tipo definido de explicação, e que a objetividade da ciência deve ser entendida como um tipo definido de objetividade (associada a alguma tese fisicalista), os problemas relacionados com a caracterização do reducionismo multiplicam-se.

A seguir, gostaria de sugerir um modo de ver os diferentes problemas que temos mencionado como sendo parte de uma discussão importante em filosofia da ciência a respeito dos tipos de representações que são pertinentes para a construção de uma tese reducionista. O tema da representação na ciência não se reduz à ideia de representação semântica, herdada do empirismo lógico como fundamental. Uma discussão sobre a maneira com que é colocado, nas comunidades científicas específicas, o problema de como encarar o futuro da pesquisa, também faz parte da discussão sobre quais são

⁹ Polanyi (1968).

¹⁰ Laubichler (2009).

¹¹ Sobre este tema, ver Hall et al. (2004).

as representações pertinentes e, portanto, sobre como entender a tese reducionista. O problema do reducionismo gira em torno do problema de caracterizar o tipo de objetividade que distingue a empresa científica, mas a caracterização dessa objetividade não pode ser desvinculada da maneira como pensamos a relação entre ciência e sociedade ou, em outras palavras, entre valores sociais e valor epistêmico.

Assim, o reducionismo é útil como parte do desenvolvimento de estratégias valiosas para a geração de modelos inovadores e com capacidade explicativa, além de gerar heurísticas úteis na predição e avaliação de propostas alternativas para avançar em um determinado tipo de investigação. Wimsatt mostrou, com muita clareza, que o reducionismo muitas vezes está relacionado com o desenvolvimento e calibração de ferramentas conceituais requeridas para gerar predições exitosas. Conforme sugerimos mais adiante, esse reducionismo instrumental e metodológico tem outras dimensões relevantes, que nos levam a sugerir que o núcleo importante da discussão sobre reducionismo, em suas diferentes vertentes, gira em torno da preocupação sobre como caracterizar o avanço de um programa de investigação ou justificar uma mudança de programa — dado certo âmbito de recursos que podem ser reordenados e certo horizonte de valores que se considere que devam guiar o avanço da ciência.

3 Em direção a uma caracterização do reducionismo como laboratório de engenharia social da ciência

O modo tradicional de se entender o problema do reducionismo considera as teorias científicas como objetos de estudo e tenta entender as relações explicativas entre elas; a partir daí, tenta-se desenvolver um mapa das reduções possíveis entre as diferentes teorias. Isso pode ser feito relacionando leis ou estabelecendo critérios para relacionar modelos de teorias; de qualquer maneira, o reducionismo é colocado como um problema de estabelecer relações entre teorias ou modelos, cuja objetividade está fora de discussão. Muitas coisas boas podem advir deste tipo de projeto filosófico mas, como temos mostrado até agora, uma vez que deixemos de lado a ideia de que as explicações científicas são (ou não) objetivas independentemente das nossas representações dos processos (e expectativas sobre estes); isto é, uma vez que deixemos de lado a pretensão de sustentar a objetividade exclusivamente em algum tipo de fisicalismo, a discussão sobre reducionismo precisa ser colocada de outro modo.

Se, como dizíamos acima, a diferenciação entre um sistema e seu entorno já faz parte de uma representação, então não é difícil ver em que sentido podemos dizer que uma tese reducionista envolve a representação de diferentes valores sociais (implícitos em práticas) e que esses valores passam a fazer parte da discussão sobre a maneira de fazer ciência e sobre o que devemos considerar como objetivo. Isto nos leva à tese central desse trabalho, ou seja, que *as diversas discussões que tendem a ser associadas, na prática*

científica, com a discussão sobre reducionismo devem ser vistas como ajudas para que desenhemos um mapa de como as diferentes práticas científicas (disciplinas ou tradições) são entendidas como parte do avanço da ciência. E que esta é uma boa maneira de entender o reducionismo como programa.

Esse tipo de colocação tem pressupostos filosóficos importantes. Em primeiro lugar, a ideia da qual se parte é que a ciência não tem uma unidade — nem metodológica, nem epistêmica, nem metafísica — que possamos tomar como ponto de partida para dar conta da ciência como um tipo de atividade sobre a qual possam ser atribuídos títulos de propriedade. Essa é uma postura que podemos chamar de neurathiana. A filosofia da ciência seria, de acordo com essa ideia, um tipo de atividade filosófica dependente de visões, que vão se modificando, acerca do lugar da ciência na sociedade. A discussão contemporânea a respeito das maneiras pelas quais as ciências cognitivas ou a biologia podem ou devem ser parte de um estudo da estrutura e da dinâmica social fazem parte dessa discussão. Mas também faz parte dessa discussão aquilo que normalmente se entende como “interpretações” ou formulações alternativas de teorias. Vejamos alguns exemplos de como este modo de ver a discussão sobre reducionismo (e a relação entre diferentes tipos de reducionismo como parte de um programa reducionista) pode ajudar-nos a colocar a questão do reducionismo em uma perspectiva filosófica diferente.

4 A discussão sobre reducionismo em diferentes práticas científicas

O que se entende por reducionismo em diferentes práticas científicas depende muito do tipo de problema que o futuro dessas práticas possa enfrentar; ou seja, do que se percebe como sua potencial contribuição para o desenvolvimento da ciência que está por vir e de como essa ciência será importante do ponto de vista dos valores sociais.

Por exemplo, Shostak (um biólogo evolutivo) caracteriza o reducionismo como a prática de pegar o que sabemos e aplicá-lo ao passado, sempre que a evidência não produza contradições; ou como a prática de pegar o que sabemos sobre eventos em uma escala micro para entender processos em uma escala macro, a menos que enfrentemos incongruências (Shostak, 2002). À primeira vista, isto parece uma maneira muito estranha de caracterizar o reducionismo. Mas uma vez que entendamos que está motivada pela ideia de que há unidades de evolução suscetíveis de serem caracterizadas em diferentes níveis de organização, a conexão é clara. Talvez sua forma de caracterizar o reducionismo não seja a usual, mas certamente o problema do reducionismo, para Shostak, é o problema de que não temos boas razões para fazer essa generalização sobre as unidades de evolução e que, portanto, não existe um nível fundamental em que essas unidades possam estar ancoradas. Como fica claro na discussão de sua palestra (tal e como foi apresentada em REGENMORTEL; HULL, 2002), sua preocupação de fundo

guarda relação com que esse “reduccionismo” a respeito das unidades de evolução e leva a questionar o valor de se propor projetos de pesquisa que não se vinculem a um suposto nível fundamental, o que leva a que muita pesquisa valiosa deixe de ser feita, em nome de um suposto ideal do que é a boa pesquisa (que satisfaça ao dogma “reducionista”).

É claro que, pelo menos entre cientistas, a discussão sobre se o reduccionismo é a maneira de fazer ciência ou um obstáculo para a pesquisa valiosa não é uma questão meramente teórica: envolve juízos que têm o respaldo de práticas científicas que promovem ou desencorajam maneiras de investigar cientificamente em nome de certos valores.

Um livro, muito conhecido e influente, que critica o reduccionismo mecanicista implícito nas práticas científicas próprias da biologia molecular, é *“The dialectical biologist”*. O livro começa dizendo que embora o reduccionismo mecanicista da biologia molecular tenha sido muito bem-sucedido, não devemos vê-lo como a única maneira de chegar à verdade. É necessária — dizem Levins e Lewontin — uma posição epistêmica alternativa. Nesse livro, eles propõem uma visão dialética da relação entre ciência e natureza. Em um livro posterior (LEWONTIN; LEVINS, 2007), eles examinam diferentes aspectos da natureza dual da ciência, a dualidade que se manifesta, por um lado, na cada vez maior sofisticação em laboratórios e projetos de pesquisa e, por outro lado, em uma crescente irracionalidade na empresa científica como um todo:

Isto dá um padrão de entendimento e cegueira, de conhecimento e ignorância, que não está ditado pela natureza, e que nos deixa indefesos quanto aos grandes problemas que temos de enfrentar hoje dia. Esta natureza dual nos dá uma ciência impulsionada pelo seu desenvolvimento interno e por resultados tão diversos que nos obrigam a pôr a complexidade como o problema intelectual central do nosso tempo (LEWONTIN; LEVINS, 2007, p. 9).

Lewontin e Levins consideram que o reduccionismo é uma tradição filosófica que tende a desconhecer esse problema, o que leva à fragmentação institucional da investigação e a entender a política econômica do conhecimento como mera mercadoria. Como podemos ver, Shostak, Levins e Lewontin são parte de um grande número de cientistas que vinculam o problema do reduccionismo por um lado com a promoção de um certo tipo de holismo e, por outro, com uma filosofia política da ciência. É inegável que há muito interesse filosófico nesta discussão, mas também que um problema importante para os críticos do reduccionismo — dado que reconhecem o sucesso inquestionável dos métodos reducionistas — é diagnosticar o que está errado com o reduccionismo sem matar a galinha dos ovos de ouro. Isso não é um problema trivial.

Conforme já mencionamos, um avanço nesta direção consiste em reconhecer que boa parte da discussão gira em torno de como entender o que é uma explicação causal, e os diferentes tipos de explicação causal que podemos utilizar na ciência para gerar conhecimento. Mas a pergunta pode ser colocada de vários modos .

Uma dessas maneiras já aparece claramente formulada nos diálogos de Platão. Sócrates protesta dizendo que não se pode dar como explicação de que se está recostado o fato de que o corpo está feito de ossos e tendões e que, dado que os ossos se movem nas articulações, então os tendões, ao relaxarem e contraírem-se, fazem com que as extremidades se dobrem de tal maneira que permitam que se recoste. Para Sócrates, citar este tipo de causa é não invocar o tipo apropriado de causa para o tipo de explicação requerida. O comportamento humano requer uma explicação que apele para causas finais, e não para causas materiais.

De modo mais em geral, o problema está em que é muito fácil confundir diferentes tipos de causa e, portanto, dar explicações que não são apropriadas a determinado tipo de processo. A partir dessa perspectiva (uma vez que incluímos como parte do problema a finalidade em questão), *o problema do reducionismo é, na verdade, um problema relacionado com as dificuldades que temos para identificar os tipos apropriados de explicação para as diferentes aplicações da ciência, as quais são desenvolvidas através das diferentes práticas científicas*. Em outras palavras, o problema pode ser visto, em termos de Neurath, como um problema de engenharia social: as diferentes práticas científicas desenvolveram-se por meio da promoção de tipos específicos de explicações e métodos; um problema importante é saber como organizar esses recursos de maneira racional em relação aos valores sociais, de maneira análoga a como um engenheiro organiza os diferentes materiais de acordo com as necessidades da obra planejada.

4.1 Reduccionismo em medicina

A dimensão de engenharia social de um reducionismo programático — que muitas vezes é associado a uma rejeição ao reducionismo —, pode ser vista, principalmente, na importância de certas maneiras de implementar o conhecimento científico em desenvolvimentos tecnológicos e aplicações médicas. Regenmortel mostra as consequências de uma metodologia reducionista em relação ao desenvolvimento de novas drogas e vacinas¹². Ele mostra que o número de drogas aprovadas pela FDA, a agência encarregada de sua aprovação nos EUA (US Food and Drug Administration), tem sofrido uma queda sistemática. Isto tem sido atribuído a muitas causas — aumento das regulamentações, maus manejos e tendência a focar a pesquisa apenas em drogas que prometem um certo nível de lucro. Regenmortel considera que apesar de que as estratégias de pesquisa em questão incluem muitas teorias e práticas científicas inovadoras, como a genômica, a proteômica e a bioinformática, os resultados não são os esperados. Muitos projetos biotecnológicos focados na criação de vacinas contra o câncer e doenças virais, por exemplo, têm sido considerados fracassos. O diagnóstico de Regenmortel é que, se bem existem muitos fatores que podem ser vistos como contribuindo para esta situação, uma razão fundamental para este estado de coisas é o uso de metodologias reducionistas no

¹²Ver, por exemplo, Van Regenmortel (1999).

planejamento e avaliação de projetos. Muitas doenças resultam da interação de muitos produtos gênicos e, de modo geral, não temos conhecimento de todos os produtos gênicos envolvidos em uma função biológica específica. Contudo, os pesquisadores tendem a fazer com que suas pesquisas se apoiem em experimentos que envolvem a remoção de um único gene.

Outro exemplo que tem sido discutido por vários críticos do reducionismo, e por Regenmortel em particular, é a vacinação e, mais especificamente, projetos de pesquisa que buscam um “projeto racional de vacinas”. Esses projetos partem da ideia de que os princípios do desenvolvimento de drogas baseadas no conhecimento da estrutura biológica podem ser aplicados no desenvolvimento de vacinas. Isso pressupõe que um fenômeno biológico, como a proteção contra uma infecção, pode ser reduzido ao nível químico. Esse pressuposto, contudo, é questionável, segundo Regenmortel. Os determinantes antigênicos de um agente infeccioso são propriedades que se definem na interação com anticorpos específicos e que somente existem no contexto do sistema imunológico.

Em um trabalho recente, Ahn e co-autores (AHN et al., 2006) apontam a mesma direção. Afirmam que, se bem a implementação da medicina clínica é orientada por uma visão sistêmica, a ciência da medicina clínica é fundamentalmente reducionista. Eles consideram que esse reducionismo está acompanhado por quatro tipos de prática que são característicos:

- (1) a ênfase em explicações baseadas na identificação de um fator singular dominante. A ideia é que, de maneira análoga a como um mecânico identifica a peça defeituosa em um automóvel, os médicos tendem a procurar o fator identificado como a causa da doença;
- (2) a ênfase na homeostase;
- (3) avaliações inexatas de riscos; e
- (4) tratamentos “aditivos”.

Essas ideias são consideradas questionáveis, porque muitas vezes não é possível identificar um fator singular dominante (como propõe (1)). O pressuposto de que a estabilidade de um sistema biológico, e do corpo humano em particular, pode ser entendida em termos de parâmetros associados a faixas normais e anormais de funcionamento (homeostase) tem, sem dúvida, muito êxito e é considerado, corretamente, como um grande avanço na medicina; mas é importante pensar em seus limites. Por exemplo, a ênfase na correção de um parâmetro (nível baixo de potássio, por exemplo) pode fazer com que se perca de vista a importância de regulações que ocorrem no nível sistêmico. É possível que forçar esse parâmetro para intervalos considerados “normais” tenha efeitos sistêmicos prejudiciais. Ahn et al. mencionam, por exemplo, efeitos adversos do cálcio

para hipocalcemia, ou do controle da pressão arterial para a hipertensão relacionada com infartos, como casos nos quais a homeostase nos leva a um tratamento errado. Este tipo de limitações do reducionismo claramente leva a pensar que a simples adoção de mais tratamentos para causas isoladas muitas vezes não é a melhor maneira de curar e que, portanto, um tratamento com frequência não pode ser “aditivo”. Essas limitações evidentemente abrem espaço para algum tipo de holismo, o que precisaria ser considerado na hora de se entender o que é um sistema biológico complexo. Mas é fácil observar que o reconhecimento destas limitações precisa vir associado com se levar a sério o tipo de dualidade da ciência a que se referem Lewontin e Levins na citação acima. A complexidade da ciência faz parte da complexidade das sociedades humanas e da maneira como as diferentes práticas se constituem em instituições sociais que promovem interesses e valores diversos.

O terceiro fator que Ahn et al. associam ao reducionismo é a distorção na avaliação de riscos. O reducionismo tende a fazer-nos pensar na medição dos riscos como estando associados um a um aos fatores de risco. Um exemplo dado por eles é o da hipertensão, que sabidamente é um fator de risco para ataques de coração. A recomendação tem sido prescrever tratamento farmacológico, associado a uma modificação do estilo de vida para pessoas com uma pressão sistólica maior que 140. Isto está baseado em estudos mostrando que homens com pressão sistólica maior que 140 tinham o dobro de probabilidade de desenvolver problemas do coração que homens com pressão menor que 140. Contudo, dado que quase 70% da população dos EUA (onde foram feitos os estudos) não tem problemas de hipertensão, mais de 30% dos problemas surgem em pessoas com pressão normal. Isto leva ao chamado “paradoxo da prevenção”. Um número maior de pessoas com menor risco leva a um maior número de casos de doença do que um número menor de pessoas com maior risco. Uma possível estratégia para resolver esse paradoxo é reduzir o nível de pressão sanguínea que se considera precisar ser tratado. Mas isso tem várias implicações. Por um lado, serão tratadas mais pessoas que não teriam desenvolvido a doença e, por outro, o tratamento e as mudanças no estilo de vida podem ter consequências negativas para a saúde dessas pessoas.

O problema é complexo, mas é claro que uma saída para o paradoxo envolve uma reflexão sobre a maneira de se avaliar coletivamente os riscos, e não simplesmente tomá-los um a um. Isso não é trivial, mas não parece haver outra saída para o paradoxo. *Contudo, se os riscos não podem ser vistos como estando associados de maneira definida a indivíduos, então a configuração dos riscos tem que ser encarada como ocorrendo por meio do desenvolvimento de instituições que ancoram esses riscos em determinados tipos de ambientes.* Em outras palavras, a avaliação de riscos não pode ser feita independentemente da maneira como esses riscos configuram padrões estáveis de comportamento e expectativas articuladas por normas e valores.

4.2 Reduccionismo e complexidade em biologia evolutiva

De maneira análoga a como algum tipo de holismo é pertinente para a medição de riscos e planejamentos de saúde pública, muitos modelos teóricos sobre o que é um processo evolutivo exigem que se levem em consideração aspectos sistêmicos associados a processos de desenvolvimento biológico, por exemplo. Saber como modelar esses aspectos sistêmicos constitui um sério problema, que não irá desaparecer simplesmente porque não temos uma forma clara de tratá-lo. O problema não pretende negar a importância do reduccionismo para o avanço da ciência, mas, sim, reconhecer suas limitações. Assim, a chamada teoria dos sistemas de desenvolvimento (TSD) considera que os processos biológicos devem ser estudados evitando-se identificar um tipo de recurso como controlando ou dirigindo o processo, sem considerar outros recursos. Em particular, a TSD mostra que o conceito de “programa genético” ou de *genetic blueprints* em biologia assume que é possível distinguir claramente o que faz e o que não faz parte de um sistema. Esse tipo de distinção muitas vezes é problemática, principalmente porque tende a deixar de fora a complexidade das interações dinâmicas que compõem os processos biológicos¹³. Isso leva a uma visão diferente da tradicional sobre como entender o que é evolução biológica. Considera-se que a mudança evolutiva é o produto de interações nas quais os resultados estão co-determinados por populações e ambientes que são, por sua vez, parte de histórias de interações complexas. Isso leva a se negar que possamos pensar a evolução como uma simples adaptação do organismo a um determinado ambiente. E, de forma mais geral, sugere que aspectos do ambiente podem desempenhar um papel ativo na formação do sistema de desenvolvimento e, portanto, desempenhar um papel direcionando a evolução de uma determinada linhagem.

Nos dois casos anteriores, a crítica ao reduccionismo aponta propostas que não têm uma resposta clara para problemas importantes. Ahn et al. (2006) sugerem formas pelas quais a biologia sistêmica pode ajudar-nos a superar as limitações do reduccionismo. A biologia sistêmica parte do conhecimento técnico associado ao desenvolvimento de teorias matemáticas do caos, à dinâmica não linear e a teorias de sistemas complexos, as quais, aplicadas aos sistemas biológicos, permitem modelar a emergência de propriedades a partir da interação entre componentes heterogêneos. Essas teorias matemáticas já existem há muitas décadas, mas o inovador nesse caso é a maneira como elas estão sendo combinadas com linhas experimentais de pesquisa. É claro que a chamada biologia sistêmica não é, no sentido tradicional, uma disciplina, e sim uma confluência de métodos provenientes de áreas muito diversas (e não apenas da biologia), e estes métodos estão tendo um impacto na maneira de se colocarem as pesquisas e no trabalho experimental que o estudo dos sistemas biológicos complexos exige. Um dos objetivos explícitos da biologia sistêmica é entender os sistemas como sistemas em interação constante e em equilíbrio dinâmico com o ambiente. À medida que esse tipo de modelo puder ser

¹³Ver, por exemplo, Oyama et al. (2001).

utilizado na prática médica, o reducionismo típico da medicina clínica, caracterizado pelas quatro práticas mencionadas acima, poderá ser superado. Igualmente, este tipo de modelo poderia ajudar-nos a entender a relação entre desenvolvimento e evolução, o que busca a TSD. Essa é, sem dúvida, uma discussão que toca todas as variantes do reducionismo que mencionamos na primeira parte deste trabalho.

O ponto que nos interessa destacar agora — para ir dando uma forma mais definida à nossa proposta de entender o problema do reducionismo na ciência, em particular na biologia, como a articulação de um programa reducionista — é que a discussão filosófica sobre o reducionismo precisa considerar pelo menos os seguintes temas:

- a) Uma série de questões filosóficas que sempre estiveram no centro da discussão sobre reducionismo: questões de ontologia, metodologia e explicação em um sentido amplo e geral. Em particular, a discussão sobre se existe ou não um nível fundamental com respeito ao qual possamos orientar as explicações e métodos diversos que constituem as diferentes práticas científicas.
- b) As quatro práticas associadas por Ahn et al. (2006) ao reducionismo correspondem a uma série de questões (que podem ser vistas como especificações das questões colocadas por Ahn et al. no item anterior) amplamente estudadas na filosofia da ciência. Em particular, isso leva a discussões sobre o que é uma explicação científica, assim como a discussões sobre se é possível falar em um tipo fundamental de explicação causal, ou se temos que reconhecer uma variedade heterogênea de tipos de explicação causal. Essa é uma questão que, a partir de diferentes perspectivas, tem sido objeto de reflexão filosófica desde o início da ciência. Não temos que nos remeter ao estudo dos sistemas complexos para perceber que a busca por um fator causal dominante, muitas vezes, não nos leva a uma boa explicação. A discussão sobre a necessidade de se abandonar explicações causais desse tipo levou, justamente em filosofia da ciência, ao questionamento de modelos de explicação simplistas como o de Salmon (1984) e gerou toda uma série de propostas sobre maneiras apropriadas de se modelar explicações causais com fatores múltiplos heterogêneos. Entre as propostas mais interessantes estão aquelas que, como no caso das de Nancy Cartwright (1999), propõem que uma explicação causal requer um contexto concreto no qual se modele a complexidade de causas. Essa ênfase na importância do contexto é uma forma de tentar resolver a tensão entre reducionistas e não reducionistas (ver especialmente SARKAR, 2005).
- c) A maneira pela qual se está tentado superar o reducionismo é, justamente, fazendo ver que não há razão para rejeitá-lo; na verdade, os diferentes sentidos do reducionismo podem ser vistos como estratégias que nos permitem identificar componentes estáveis de sistemas complexos, os quais, posteriormente, precisamos levar em consideração, se quisermos entender fenômenos complexos. Mas,

então, o reducionismo não deve ser visto como o método da ciência e, sim, como uma estrutura de estratégias mais ou menos provisórias que são necessárias para se entender a dualidade da ciência, como geradora de conhecimento objetivo e como construtora de realidade social.

5 Conclusão

A heterogeneidade de práticas exitosas orientadas ao estudo de diferentes níveis de organização — que estão interagindo de maneira frutífera em biologia e em outras ciências naturais —, aponta tanto a importância da diversificação das práticas científicas como a importância de integrá-las, enquanto recursos para a proposta de novos problemas ou para o desenvolvimento de perspectivas inovadoras de pesquisa. O que se considera frutífero ou exitoso o é relativamente a valores sociais representados em protocolos de pesquisa, instrumentos e técnicas. Nessa medida, a integração frutífera dessas diferentes práticas que ocorre, até certo ponto, por meio de relações de redução pode ser vista como uma representação da relação ciência-sociedade, à medida que envolve diferenças entre sistemas e seu ambiente, por exemplo, que estão guiadas por práticas científicas diferentes que, de uma ou de outra forma, encarnam implicitamente valores sociais.

Referências bibliográficas

AHN, A. C. et al. The limits of reductionism in medicine: could systems biology offer an alternative? *PLoS Medicine*, v. 3, n. 6, p. e208, May 2006.

BICKLE, J. *Philosophy and neuroscience: a ruthlessly reductive account*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003.

BRANDON, R. Greene on mechanism and reductionism: more than just a side issue. In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1984 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1985. p. 345-353. v. 2.

CARNAP, R. Die physikalische Sprache als Unversalsprache der Wissenschaft. *Erkenntnis*, v. 2, n. 2, p. 432-465, Dec. 1931.

CARTWRIGHT, N. *The dappled world: a study of the boundaries of science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

CARTWRIGHT, N. et al. *Otto Neurath: philosophy between science and politics*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

CRAVER, C. F. *Explaining the brain: mechanisms and the mosaic unity of neuroscience*. Oxford: Oxford University Press, 2007.

DARDEN, L. *Theory change in science: strategies from mendelian Genetics*. New York: Oxford University Press, 1991.

HALL, B. K.; PEARSON, R. D.; MÜLLER, G. B. (Ed.). *Environment, development, and evolution: towards a synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2004.

HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. Studies in the logic of explanation. *Philosophy of Science*, v. 15, n. 2, p. 135-175, Apr. 1948.

KIM, J. *Physicalism, or something near enough*. Princeton: Princeton University Press, 2005.

LAUBICHLER, M. D. Form and function in Evo Devo: historical and conceptual reflections. In: LAUBICHLER, M. D.; MAIENSCHEIN, J. (Ed.). *Form and function in developmental evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.

LEVINS, R.; LEWONTIN, R. *The dialectical biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.

LEWONTIN, R.; LEVINS, R. *Biology under the influence: dialectical essays on ecology, agriculture, and health*. New York: Monthly Review Press, 2007.

MARTÍNEZ, S. F. La representación de lo contingente en las explicaciones científicas. In: SUÁREZ DÍAZ, E. (Comp.). *Variedad infinita ciencia y representación: un enfoque histórico y filosófico*. México: Limusa, 2007. p. 23-54.

NAGEL, E. *Teleology revisited and other essays in the philosophy and history of science*. New York: Columbia University Press, 1979.

NEURATH, O. Protokollsätze. *Erkenntnis*, v. 3, n. 1, p. 204-214, Dec. 1932.

OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.

POLANYI, M. Life's irreducible structure: live mechanisms and information in DNA are boundary conditions with a sequence of boundaries above them. *Science*, v. 160, n. 834, p. 1308-1312, Jun. 1968.

SALMON, W. C. *Scientific explanation and the causal structure of the world*. Princeton: Princeton University Press, 1984.

SARKAR, S. *Genetics and reductionism*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

SARKAR, S. Reductionism and functional explanation in molecular biology. In: SARKAR, S. *Molecular models of life: philosophical papers on molecular biology*. Cambridge: MIT Press, 2005. p. 117-144.

SHOSTAK, S. Who is afraid of reductionism? I am! In: VAN REGENMORTEL, M. H. V.; HULL, D. L. (Ed.). *Promises and limits of reductionism in the biomedical sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, 2002. p. 83-112.

SMITH, J. M.; SZATHMÁRY, E. *The major transitions in evolution*. New York: Oxford University Press, 1997.

VAN REGENMORTEL, M. H. Molecular design versus empirical discovery in peptide-based vaccines: coming to terms with fuzzy recognition sites and ill-defined structure-function relationships in immunology. *Vaccine*, v. 18, n. 3-4, p. 216-221, Sept. 1999.

VAN REGENMORTEL, M. H. Reductionism and complexity in molecular biology: scientists now have the tools to unravel biological and overcome the limitations of reductionism. *EMBO Report*, v. 5, n. 11, p. 1016-1020, Nov. 2004.

VAN REGENMORTEL, M.; HULL, D. L. (Ed.). *Promises and limits of reductionism in the biomedical sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, 2002.

WATERS, C. K. Genes made molecular. *Philosophy of Science*, v. 61, n. 2, p. 163-185, Jun. 1994.

WIMSATT, W. C. Complexity and organization. In: SCHAFFNER, K. F; COHEN, R. S. (Ed.). *Proceedings of the 1972 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. Dordrecht: D. Reidel, 1974. p. 67-86.

WIMSATT, W. C. Developmental constraints, generative entrenchment and the innate-acquired distinction. In: BECHTEL, W. (Ed.). *Integrating scientific disciplines*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1986. p. 185-208.

WIMSATT, W. C. Golden generalities and co-opted anomalies: Haldane vs. Muller and the drosophila group on the theory and practice of linkage mapping. In: SARKAR, S. (Ed.). *The founders of evolutionary genetics: a centenary reappraisal*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992. p. 107-166.

WIMSATT, W. C. Reductionism and its heuristics: making methodological reductionism honest. *Synthese*, v. 151, n. 3, p. 445-475, Aug. 2006.

WIMSATT, W. C. *Re-engineering philosophy for limited beings: piecewise approximations to reality*. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

WINTHER, R. G. Parts and theories in compositional biology. *Biology and Philosophy*, v. 21, n. 4, p. 471-499, Sept. 2006.

LEIS E TEORIAS EM BIOLOGIA

Pablo Lorenzano*

1 Introdução

O objetivo deste capítulo é servir como introdução às problemáticas das leis e das teorias em biologia, no contexto mais amplo da filosofia geral da ciência. Ambas as problemáticas, além disso, estão relacionadas, uma vez que se tem afirmado usualmente que a ciência em geral contém, entre outras coisas, teorias científicas e estas, por sua vez, devem conter leis. E o que vale para a ciência em geral também vale para as diversas disciplinas em particular. Assim, a biologia, como disciplina científica empírica, contém, entre outras coisas, teorias, as quais, por sua vez, incluem leis. Contudo, alguns têm argumentado que isso traz dificuldades para a biologia, uma vez que a biologia, afirmam eles, não possui leis genuínas. Diante desse tipo de argumentação, encontramos duas reações diferentes: de um lado, estão aqueles que concluem que a biologia também não possui teorias genuínas, ou vão além disso e defendem que a biologia não é uma verdadeira ciência ou bem que é uma ciência de qualidade inferior, tomando como referência aquelas que possuem leis e teorias, como a física e, talvez, a química. Do outro lado estão aqueles que parecem dispostos a sustentar que ou bem não há leis nas teorias biológicas — e que, eventualmente, isso não representaria nenhum problema, dado que as teorias em geral não precisam conter leis ou, pelo menos, que as teorias da biologia constituem um tipo especial e não precisam conter leis — ou bem dizem que

* Este trabalho foi realizado com a ajuda dos projetos de investigação PICTR2006 N° 2007, PICT2007 N° 1558 e PICT2014 N° 1741 da Agência Nacional de Promoção Científica e Tecnológica da Argentina) e FFI2008-01580 e FFI2009-08828 do Ministério de Ciência e Inovação (Espanha) e FFI2012-37354/CONSOLIDER INGENIO CSD2009-0056 e FFI2013-41415-P do Ministério da Economia e Competitividade (Espanha).

sim existem leis na biologia, só que a expressão “lei”, neste caso, tem um significado diferente do habitual. Neste trabalho, tentaremos mostrar a possibilidade de contar com um enfoque filosófico unificado das teorias e das leis da ciência em geral, e da biologia em particular, que nos permita sustentar que nem as leis nem as teorias da biologia são peculiares, ou diferentes, das que podemos encontrar em disciplinas tais como a física ou a química, e que a biologia, considerada como uma disciplina científica, também não é de qualidade inferior se comparada a essas outras disciplinas. Faremos isso à luz da aplicação do estruturalismo metateórico e do seu conceito de lei fundamental à análise da teoria *genética clássica de populações* e àquela que poderia ser considerada sua lei fundamental, a *lei de concordância populacional*.

2 A concepção clássica das teorias

No período que vai do fim de 1920 até o final de 1950, a filosofia da ciência iniciada em Viena no âmbito do que, a partir de 1929, passaria a ser denominado oficialmente *Círculo de Viena*¹ — e continuada principalmente nos Estados Unidos, após a chegada nesse país dos principais filósofos centro-europeus da ciência —, instaura-se como a corrente principal nessa área.² Durante esse período, momento ou fase — denominada “clássica” —, a filosofia da ciência esteve marcada não por uma única concepção, mas por um conjunto de problemas, posições e pressupostos que tinham um ar em comum.

Um dos problemas centrais da fase clássica foi a elucidação do conceito de teoria empírica. Poder-se-ia dizer que embora todos os filósofos pertencentes a essa fase considerassem as *teorias* como *conjuntos de enunciados organizados dedutiva ou axiomáticamente*, nem todos concordavam quanto ao modo específico em que isso devia ser compreendido e especificado. Essa concepção é conhecida com o nome de *concepção clássica* — *herdada, padrão, recebida, ortodoxa, tradicional, enunciativa* ou *sintática* — das teorias científicas, e tem sido defendida por diversos autores. Sua versão mais madura e elaborada, fruto de diferentes análises, críticas e sucessivas tentativas de superá-las, podemos encontrá-la, contudo, em Rudolf Carnap (1956, 1966). De acordo com ela, as teorias científicas particulares podem apresentar-se sob a forma de um *sistema interpretado* que consta de:

- a) um sistema axiomático e
- b) um sistema de regras semânticas para sua interpretação.

No caso de uma teoria particular, as leis dessa teoria (aquelas leis que não se deduzem de outras e que costumam ser denominadas “fundamentais”) são os *axiomas*, os enunciados básicos primitivos da teoria. Estes enunciados constituem o que geralmente se

¹ Ver Carnap, Hahn & Neurath (1929).

² Para as vicissitudes pelas quais atravessou a filosofia da ciência dos imigrantes centro-europeus nos Estados Unidos durante a Guerra Fria, ver Reisch (2005).

denomina *sistema axiomático*. Deles são deduzidas, como teoremas, o resto das afirmações teóricas. Quanto aos seus termos, um sistema axiomático contém, além de termos lógico-matemáticos, termos descritivos, com os quais se formulam os axiomas e que são os chamados *termos teóricos* primitivos do sistema. Às vezes, podem ser introduzidos termos teóricos adicionais por meio de definições, com cuja ajuda alguns teoremas são abreviados; mas os termos definidos são *elimináveis*, por serem meras abreviações notacionais.

Ao adotar o enfoque anterior no problema de oferecer os fundamentos axiomáticos das teorias científicas, para revelar assim sua *estrutura interna*, a questão da *interpretação* surge de uma forma direta e natural, dado que na formalização se abstrai o conteúdo dos termos que formam o sistema. Com a finalidade de resolver essa questão é preciso atribuir *regras semânticas*, em primeiro lugar aos signos, constantes ou termos lógicos do vocabulário lógico *VL* (que estabelecem para cada um deles as condições de verdade dos enunciados construídos com sua ajuda) e, posteriormente, para os signos, constantes ou termos específicos, próprios do sistema axiomático e que — como já vimos — são conhecidos com o nome de *termos teóricos* e formam o vocabulário descritivo teórico *VT*. Este segundo passo é necessário se a teoria é empírica e não meramente matemático-formal, uma vez que deve haver uma ligação dos termos teóricos, introduzidos pelo cálculo axiomático, com a experiência ou com situações empíricas. Esta ligação é feita por meio de certos enunciados que vinculam alguns, mas não necessariamente todos os termos teóricos (por exemplo, “temperatura”), com termos descritivos de outro tipo, denominados *observacionais*, que formam o vocabulário observacional *VO* (por exemplo, “subir” ou “líquido”). Os termos observacionais recebem uma interpretação empírica completa mediante regras semânticas de designação e se referem ao que é observável seja diretamente ou, por meio de técnicas relativamente simples. Estes enunciados mistos que, além dos axiomas, também fazem parte da teoria, são denominados *regras de correspondência C*, por exemplo, “ao aumentar a temperatura a coluna de líquido sobe”. Por meio das regras de correspondência é proporcionada uma interpretação empírica (observacional), embora parcial e indireta, aos termos do formalismo axiomático abstrato que, assim, adquirem conteúdo empírico. Dessa forma, a teoria, ou cálculo interpretado, consiste na conjunção de todos os axiomas e de todas as regras de correspondência *T & C*.

Essa concepção, que surge fundamentalmente a partir da reflexão dos filósofos clássicos sobre a física, instaura-se como uma metateoria geral, ou seja, como uma teoria filosófica sobre as teorias científicas em geral, e não apenas sobre as de uma disciplina particular. Mas, paradoxalmente, essa concepção, que contava com escassos exemplos concretos de análise de teorias substantivas que a sustentassem, mesmo no campo da física, deu contudo lugar, no campo da biologia, a propostas de axiomatização de teorias específicas. Seu principal representante em filosofia da biologia, durante a fase que vai do final dos anos vinte até o final dos anos cinquenta, foi J.H. Woodger, que

tentou aplicá-la à análise de teorias biológicas específicas, em especial à genética clássica (WOODGER, 1937, 1939, 1952, 1959).³ Posteriormente, contudo, uma série de filósofos da ciência criticaram as propostas de Woodger, tanto no que se refere ao seu enfoque geral quanto pelo modo particular com que as desenvolveu, apesar de que também foram adotadas por Kyburg (1968), Lindenmayer e Simon (1980) e Rizzotti e Zanardo (1986).⁴ Outros autores também tentaram aplicar a concepção clássica das teorias à biologia evolutiva (RUSE, 1973, talvez WILLIAMS, 1970), assim como, frente a críticas e objeções, também defenderam sua aplicabilidade nesse âmbito (ROSENBERG, 1985).

Contudo, não apenas se tem discutido sobre a adequação da concepção clássica para a análise das teorias biológicas em particular, mas também para as teorias científicas em geral. De fato, a concepção clássica das teorias foi submetida, já a partir do fim dos anos cinquenta, a uma série de críticas que levaram a duvidar de sua adequação, justificando e motivando o desenvolvimento de alternativas, em especial da grande alternativa à concepção clássica, e sua sucessora: a denominada “concepção semântica das teorias científicas”, da qual falaremos mais adiante.⁵

3 O conceito clássico de lei

Como já vimos, de acordo com a concepção clássica das teorias, as leis são um componente essencial delas: constituem os axiomas por meio dos quais elas são representadas metateoricamente. Além disso, supõe-se que as leis desempenham um papel central em uma das atividades que os cientistas costumam desenvolver, a de proporcionar explicações, pelo menos segundo a análise da explicação científica conhecida como “modelo de cobertura legal inferencial”, que está indissolúvelmente ligado ao nome e à obra de Carl G. Hempel (1942, 1965, HEMPEL; OPPENHEIM, 1948). Desde seu surgimento, na década de 1940, até meados dos anos 60, este modelo foi aceito quase sem discussão pela comunidade filosófica (STEGMÜLLER, 1983; SALMON, 1989) e tem sido um ponto de referência obrigatório para as propostas de análises alternativas e/ou complementares (como as de *relevância estatística*, *pragmática*, *causal* e de *unificação teórica*), desenvolvidas a partir de então. De acordo com Hempel, explicar um fato (seja ele particular ou geral) consiste em poder inferir o enunciado que o descreve (conhecido como *explanandum*) como conclusão de um argumento no qual as premissas (ou *explanans*) contêm essencialmente pelo menos uma lei. Devido à importância, então, das leis — seja como componentes essenciais das teorias ou do *explanans* nas explicações —, durante a

³ Para exemplos de análises dentro da concepção clássica de teorias científicas, pertencentes tanto às ciências formais como às empíricas, ver Carnap (1958), que inclui alguns dos resultados de Woodger (1937).

⁴ Para uma apresentação e crítica dessas ideias, ver Lorenzano (1995).

⁵ Para uma exposição e discussão das críticas à concepção clássica das teorias, ver, entre outros, Stegmüller (1970), Suppe (1974a), Díez & Lorenzano (2002a).

fase clássica também foram realizados esforços para elucidar a noção metacientífica de lei.

Seguindo uma estratégia adotada por Nelson Goodman (1947), Hempel & Oppenheim (1948) tentam elucidar o conceito de *lei* (fundamental) a partir da noção mais ampla de *enunciado legiforme*. Supõe-se que uma das características que devem satisfazer os enunciados de leis é serem verdadeiros. Os enunciados legiformes, por sua vez, possuem todas as características dos enunciados de leis, com a possível exceção da verdade. Assim, todo enunciado de lei (fundamental) é um enunciado legiforme (fundamental), enquanto nem todos os enunciados legiformes (fundamentais) são (enunciados de) leis (fundamentais). De maneira informal, um enunciado legiforme (fundamental) possui as seguintes características:

- (1) tem forma universal, ou seja, é um enunciado geral que somente contém quantificadores universais, por exemplo do tipo $(x)(Fx \rightarrow Gx)$;
- (2) seu alcance é ilimitado, isto é, aplica-se a todo tempo e espaço; isso estaria garantido caso o universo de discurso, i.e. o domínio de objetos cobertos pelos quantificadores (ou intervalo das variáveis individuais), consistisse de todos os objetos físicos do universo ou de todas as localizações espaço-temporais;
- (3) não contém designações de objetos particulares, i.e. não se refere explicitamente a objetos particulares, sendo, assim, proibido o uso de nomes próprios;
- (4) contém apenas termos gerais, ou seja, somente é permitida, em sua formulação, a utilização de predicados que não se referem implicitamente a nenhum objeto particular ou a nomes próprios e nem a nenhuma localização espacotemporal.

Enquanto a condição (1) pretende capturar a intuição de que as leis (fundamentais) devem ser leis gerais, estabelecendo uma condição ou critério de caráter sintático (relativo à forma lógica dos enunciados de lei), as condições (2), (3) e (4) são condições ou critérios de caráter semântico (relativos ao âmbito de aplicação das leis) projetados basicamente para excluir como acidentais aquelas generalizações universais cujas variáveis não percorrem o universo inteiro ou que contêm referência, explícita ou implícita, a particulares. Todas elas, incluída a condição de verdade antes mencionada, foram consideradas problemáticas. A seguir, assinalaremos brevemente suas dificuldades e discutiremos tentativas para superá-las, para dedicar, depois, alguns parágrafos à diferença entre “leis naturais” ou “da natureza”, por um lado, e “leis científicas” ou “da ciência”, por outro, assim como também às diferentes posturas gerais que têm sido sustentadas sobre a natureza das leis, localizando nelas a análise clássica de corte hempeliano.

Para começar com a discussão dos diferentes critérios oferecidos, a condição de verdade dificilmente pode ser interpretada de maneira plausível, seja como condição suficiente ou como condição necessária, mesmo sem considerar que as leis contêm

diversas *idealizações* que fazem com que somente sejam válidas de maneira *aproximada* (esses traços de idealização e aproximação, por outro lado, estão presentes nos diversos níveis da conceitualização científica: nos dados empíricos, nas hipóteses, nas leis e nas teorias). A verdade não é uma condição suficiente para que um enunciado seja considerado uma lei, devido a que — independente da problemática, *predicação ou justificação da verdade* de qualquer enunciado empírico, ou de sua mera *aceitação “como se fosse verdadeiro”* — há uma enorme quantidade de enunciados que são verdadeiros ou são aceitos como tais, mas que ninguém consideraria leis, como o seguinte enunciado: “este é um texto pertencente a uma antologia dedicada à filosofia da biologia”. Por outro lado, a verdade também não parece ser uma condição necessária, uma vez que há certo número de enunciados na história da ciência que foram, em sentido estrito, considerados refutados ou falseados, mas que não se pode duvidar que sejam leis, como as chamadas “leis de Newton”, ou as leis da mecânica clássica.

A condição (1) — “de universalidade” — estabelece que os enunciados de leis e, mais especificamente, os enunciados legiformes, devem ter a *forma sintática de enunciados universais*, i.e. serem *generalizações ou enunciados gerais que contêm apenas quantificadores universais*, tendo a forma canônica padrão de *enunciados condicionais quantificados universalmente*. Utilizando-se os recursos proporcionados pela lógica, os enunciados dessa forma costumam ser simbolizados como $(x)(Fx \rightarrow Gx)$ (onde o primeiro par de parênteses simboliza o quantificador universal, que se lê “para todo” ou “dado qualquer”, e x é uma variável, ou letra esquemática que pode ser substituída por (nomes de) objetos do domínio, ou que está em lugar deles. Esta não deveria ser considerada uma condição *suficiente* para ser uma lei, contudo, uma vez que há enunciados que possuem esta forma e que dificilmente podem ser considerados leis. É o caso daquelas *generalizações* que, para diferenciá-las das que constituem leis, são chamadas “*generalizações acidentais*”. Consideremos o seguinte exemplo clássico: “Todas as moedas em meu bolso são de prata”. Este enunciado tem a forma universal exigida para as leis: “para todo objeto em meu bolso, se é uma moeda, então é de prata”, mas não é uma lei — uma vez que se aplica somente às moedas em meu bolso, onde, por outro lado, poderia haver moedas de outro material —, mas uma *generalização acidental*. Mas se a condição de universalidade não é uma condição suficiente para ser uma lei, parece ser pelo menos uma condição *necessária*. Contudo, tanto este quanto qualquer outro *critério sintático* enfrenta o problema colocado pela existência de enunciados logicamente equivalentes aos enunciados em consideração, mas que possuem, em geral, uma forma lógica diferente. Nesse caso particular, é preciso considerar a existência de enunciados que são logicamente equivalentes aos enunciados de forma universal, mas que possuem uma forma lógica diferente da canônica padrão dos enunciados de lei, seja sem afetar a universalidade (por exemplo, $(x)(\neg Fx \vee Gx)$), seja afetando-a (por exemplo, $(\exists x)Fx \rightarrow (\exists x)Gx$), onde ‘ \exists ’ simboliza o “quantificador existencial” e lê-se: “há”, “existe” ou “para alguns”. Como tentativa de solucionar esta dificuldade surgiu a proposta de

reformular a condição de universalidade da seguinte maneira: ou bem as próprias leis são enunciados universais, ou bem, referindo-se a equivalências lógicas, considera-se, como uma primeira possibilidade, que todos os enunciados logicamente equivalentes a elas devem ser universais ou, como uma segunda possibilidade, que as leis devem ser enunciados logicamente equivalentes a um enunciado universal.

Para poder distinguir as generalizações que são leis das generalizações *acidentais*, são adicionadas ao critério sintático, proporcionado pela condição de universalidade, considerações *semânticas* relativas ao *âmbito de aplicação* das leis. Deste modo, de um enunciado de lei não apenas se exige que seja um enunciado universal (ou que todas as suas equivalências lógicas sejam universais, ou que seja equivalente a um que sim é universal), mas exige-se que também seja “estritamente” universal. Isso que significa que o âmbito de aplicação das leis deve ser *ilimitado* — i.e., que as leis devem ser aplicadas em todo tempo e lugar (condição 2) —, ou pelo menos *irrestrito* — i.e. que seu âmbito de aplicação não seja restrito a uma região espaçotemporal determinada (condição 2 modificada; NAGEL, 1961) —, sem qualquer referência explícita (condição 3) ou implícita (condição 4) a objetos particulares, lugares ou momentos específicos, proibindo o uso de nomes próprios ou de uma referência tácita a nomes próprios, objetos particulares ou localizações espaço-temporais e somente permitindo, portanto, a utilização de predicados “puramente universais em caráter” (segundo a terminologia de POPPER, 1935), também chamados por Hempel “puramente qualitativos” (HEMPEL; OPPENHEIM, 1948, modificando a proposta de CARNAP, 1947).

Contudo, estas condições também não estão livres de dificuldades. Por um lado, parecem ser demasiadamente fracas, aceitando como leis enunciados universalmente irrestritos que não constituem leis e, por outro, demasiadamente fortes, excluindo leis claramente aceitáveis. Com relação ao primeiro ponto, basta considerar que de acordo com as condições estabelecidas, enunciados como o seguinte contariam como lei: “Todo diamante tem uma massa menor que 100.000 kg”. Quanto ao segundo ponto, as leis de algumas teorias cosmológicas efetivamente só são aplicáveis à totalidade do universo e do espaço-tempo, assim como as leis da “grande teoria unificada” (“*grand unification theory*”) ou as da “teoria de tudo” (“*theory of everything*”), em caso de existir, — que unificariam as duas teorias físicas mais importantes: a relatividade e a quântica — ou, talvez, as leis da “teoria das cordas” ou “das supercordas” (“*string theory*” ou “*superstring theory*”). Entretanto, esta situação não é a habitual: na verdade, as leis normalmente são aplicadas a sistemas parciais e bem delimitados e não a um único sistema “cósmico”; algumas, inclusive, envolvem de modo essencial regiões espaço-temporais particulares (por exemplo, as leis da geologia que somente seriam válidas na terra, ou as leis que se referem aos primeiros minutos do universo) ou contêm nomes próprios que fazem referência a objetos particulares (como a anteriormente mencionada segunda lei de Kepler, na qual se menciona explicitamente o sol). Além disso, e em geral, esses critérios (especialmente a condição (2), seja na sua versão original ou na modificada) dependem,

por um lado, da verdade de uma hipótese empírica, a saber: a hipótese da *infinitude do universo*, cuja plausibilidade tem sido questionada. Por outro lado, dependem do conceito intuitivo, e nunca bem explicitado durante a fase clássica da filosofia da ciência, de *campo*, *âmbito* ou *domínio de aplicação*, que não é simples de tornar preciso.

Como uma tentativa de salvar esses critérios, durante essa fase clássica foi proposto que se diferencie entre dois tipos de leis genuínas: de um lado, leis de alcance ilimitado, irrestrito ou *fundamentais* e, de outro, leis de alcance limitado, restrito ou *derivadas* (HEMPEL; OPPENHEIM, 1948, a partir de REICHENBACH, 1947). Segundo esta proposta de análise, leis como as de Kepler — de alcance limitado ou restrito — seriam *derivadas* ou poderiam ser deduzidas logicamente de leis fundamentais — de alcance ilimitado ou irrestrito — como as de Newton. Contra essa proposta seria possível mencionar razões tanto históricas quanto sistemáticas. Com relação às históricas, seria preciso mencionar que Kepler propôs suas leis, e elas foram consideradas como tais e não simplesmente como leis derivadas, antes de que Newton propusesse as suas, i.e. antes de que existissem as leis das quais supostamente elas derivariam. No que se refere às razões sistemáticas, seria preciso considerar que as denominadas “leis derivadas” na verdade *não são derivadas* ou *deduzidas literalmente* das leis fundamentais — pelo menos não *apenas* delas sem considerar algumas premissas adicionais —, ou não são assim de um modo *exato*. Contudo, embora a conceitualização (e, por conseguinte, a terminologia) específica proposta não esteja livre de dificuldades, veremos mais adiante a plausibilidade da ideia de identificar leis com diferentes graus de generalidade dentro da mesma teoria.

Por outro lado, aquilo que Hempel e Oppenheim (1948) reconheceram que “o problema de uma definição adequada dos predicados puramente qualitativos permanece em aberto” (p. 157) não perdeu vigência ainda hoje, e a mesma coisa vale para aqueles predicados que cumpririam uma função similar, como os que Goodman denomina “projetáveis” (GOODMAN, 1955, p. 86), ou para outras propostas de distinguir os autênticos enunciados de leis das generalizações acidentais, como a capacidade de dar apoio a *enunciados contrários-aos-fatos* (CHISHOLM, 1946) ou *contrafáticos* (GOODMAN, 1947), ou ainda a *inferências contrafáticas*. Os enunciados contrários-aos-fatos ou contrafáticos são enunciados condicionais cujo antecedente é falso, mas que nos dizem o que *poderia* ter ocorrido, o que *ocorreria*, se houvessem sido dadas certas condições; ou quais tendências, faculdades ou potencialidades *poderiam* manifestar um objeto em ambientes adequados. As leis devem dizer o que ocorreria caso se cumprissem as condições antecedentes que, de fato, não se cumprem, ou dar apoio a *enunciados modais* — sobre a *necessidade*, *possibilidade* e *impossibilidade física, natural* ou *nômica*, diferentemente da *necessidade*, *possibilidade* e *impossibilidade lógica*. Ou ainda, as leis devem possuir *conteúdo modal* — delineando o que é *física, natural* ou *nomicamente* (e não, como dissemos, logicamente) *necessário*, *possível* ou *impossível*. O problema principal dessas últimas propostas está na dificuldade de proporcionar uma análise satisfatória, e independente, das noções de dar

apoio a enunciados contrafáticos e/ou modais; em particular, estes últimos correm sério risco de tornar-se circulares, uma vez que a razão pela qual podemos dar apoio a um enunciado contrafático é que podemos inferi-lo de uma lei da natureza, na medida em que consideramos que algo é física, natural ou nomicamente impossível porque viola uma lei da natureza, e consideramos que algo é física, natural ou nomicamente possível porque não viola uma lei da natureza.

3.1 Leis naturais (ou da natureza) e leis científicas (ou da ciência)

Na literatura científica e filosófica muitas vezes se fala não só de *leis*, mas também de leis *naturais*, ou da *natureza*, por um lado, e de leis *científicas*, ou da *ciência*, por outro. Essas expressões, além disso, costumam ser utilizadas como se as que pertencem a um par fossem intercambiáveis pelas que pertencem ao outro, i.e., como se fossem sinônimas ou possuíssem o mesmo significado. Contudo, nós consideramos conveniente distinguir o primeiro dos pares do segundo deles, uma vez que correspondem a enfoques ou perspectivas diferentes (ver, por exemplo, WEINERT, 1995a): o primeiro a um enfoque de tipo *ontológico* — correspondente a como são as próprias coisas —, e o segundo a um de tipo *epistemológico* — centrado naquilo que conhecemos. Assim, embora essas expressões se refiram a regularidades, “leis naturais” e “leis da natureza” (expressões que têm uma longa história que remete há um tempo em que as pessoas pensavam a natureza como obedecendo as leis de seu Criador de um modo similar a como os indivíduos obedeciam as leis impostas por seu monarca), referem-se àquelas *regularidades empíricas que governam o mundo natural que nos rodeia, independente de se os seres inteligentes possuem ou não conhecimento dessas regularidades ou de se foi desenvolvida uma representação linguística apropriada ou não* para pelo menos algumas dessas regularidades. As “leis científicas” e “leis da ciência”, por sua vez, referem-se àquelas *regularidades do mundo natural que são conhecidas por nós e que foram colocadas em apropriadas formas linguísticas (enunciados)*. Outro modo de colocar a relação existente entre leis naturais (ou da natureza) e leis científicas (ou da ciência) é considerar estas últimas como as próprias *formulações linguísticas*, enunciadas, afirmadas ou asseveradas pelos cientistas em um momento determinado; e considerar as leis naturais (ou da natureza) como os fatos *referidos* ou proposições *expressas* por aquelas. Alguns filósofos sustentam que um tratamento filosófico das leis deve ser dado somente para as leis da natureza, e não para as leis da ciência. Outros, por sua vez, consideram mais apropriado referir-se às leis da ciência e não (apenas) às leis da natureza, devido a que, em todo caso, as leis da ciência proporcionariam importantes chaves para a compreensão do que é uma lei da natureza.

3.2 A natureza das leis

Na discussão sobre a natureza das leis são dirimidas questões filosóficas globais substantivas muito problemáticas, como as do realismo, da modalidade, dos univer-

sais, da relação entre epistemologia e metafísica etc. A seguir será apresentada uma caracterização muito geral das principais alternativas.⁶ Em geral, é possível distinguir três tipos de análise das leis: a *dos regularistas humeanos*, a *dos regularistas realistas* e a *dos necessitaristas* (ou também *universalistas*). Ninguém nega, a princípio, a diferença entre regularidades acidentais e nômicas: todos pretendem dar conta dessa diferença; a questão está nos termos em que fazem isso. As concepções regularistas analisam as leis como regularidades (verdadeiras) de certo tipo (as quais têm as propriedades que vimos no final da seção 3 e que distinguem as regularidades nômicas das acidentais). Os regularistas *humeanos* (devido a que Hume, 1739-1740, 1748, foi o primeiro defensor explícito dessa concepção) afirmam que *não há necessidades na natureza*; se houvesse, em todo caso, seriam *projetadas* por nós (por meio do nosso conhecimento, da ciência, etc.; GOODMAN, 1955; AYER, 1956; MACKIE, 1966). Os regularistas *realistas*, por sua vez, supõem a aceitação de algum tipo de necessidade ou modalidade na natureza, independente do nosso conhecimento (LEWIS, 1973, 1983). Os *universalistas*, por outro lado, compartilham com os regularistas realistas seu rechaço a Hume: para eles, a necessidade nômica descansa em algum tipo de distinção objetiva que não é projetada, que “está na natureza”. Mas diferenciam-se deles por rejeitarem a ideia de que as leis são generalizações. De acordo com eles, as leis não são generalizações, mas consistem, na verdade, em *relações singulares* entre universais ou propriedades naturais (DRETSKE, 1977; TOOLEY, 1977; ARMSTRONG, 1983). Nenhuma das análises propostas — sejam elas *regularistas* ou *necessitaristas* — é completamente livre de objeções e dificuldades, e atualmente ainda se discute a respeito. De qualquer modo, se quiséssemos localizar nestas análises a elucidação clássica do conceito de lei científica (fundamental), diríamos que a proposta de Hempel (e Oppenheim) caracteriza-se por tentar defender, de algum modo, as regularidades humeanas, sem apelar, contudo, para elementos psicológicos ou epistêmicos. Segundo vimos, Hempel pretende caracterizar as leis considerando os próprios enunciados gerais, e não aquilo que eles expressam, como certo tipo de regularidades, sem recorrer a uma suposta necessidade na natureza, e tampouco, explicitamente, a condições epistêmicas, impondo apenas condições sintáticas e semânticas. Embora, deste modo, Hempel não pareça poder distinguir de maneira plenamente satisfatória as generalizações que são leis (ou regularidades nômicas) das acidentais.

3.3 Leis em biologia

Uma vez exposto, e discutido de um modo geral, o *conceito clássico de lei*, apresentaremos aqui as *críticas* que já foram feitas à *ideia de que em biologia encontramos leis* nesse sentido e duas *reações* provocadas por tais argumentos.

⁶ Para um estudo mais detalhado, consultar Armstrong (1983) e van Fraassen (1989). Ver também este último, Cartwright (1983, 2005) e Giere (1995) para posturas céticas sobre qualquer noção de lei.

3.3.1 Argumentos contra a existência de leis em biologia

3.3.1.1 Smart e a universalidade

A argumentação de Smart (1963) consta dos seguintes passos. Primeiro, faz uma caracterização de um conceito que ele denomina “lei em sentido estrito”, que se assume como aplicável às leis da física e da química. Depois, analisa o que normalmente é apresentado, em biologia, como exemplos de leis em função de se possuem as mesmas características que as leis das disciplinas anteriormente mencionadas. Finalmente, conclui que em biologia não há leis (“em sentido estrito”), mas, no máximo, generalizações (empíricas, que não constituem leis), devido a que os exemplos por ele investigados de supostas leis biológicas não compartilham tais características.

Smart caracteriza o conceito de lei em sentido estrito de um modo que corresponde basicamente à elucidação clássica do conceito de *lei fundamental* apresentada na seção anterior: *leis em sentido estrito* são proposições “universais, no sentido de que se supõe que se aplicam a todo tempo e espaço e que podem ser expressas em perfeitos termos gerais, sem fazer uso de nomes próprios ou de uma referência tácita a nomes próprios” (SMART, 1963, p. 53).

Para investigar se na biologia há proposições que cumprem essa caracterização e que podem, então, ser chamadas “leis em sentido estrito” (ou fundamentais), Smart propõe analisar o que em biologia geralmente é apresentado como exemplos de leis, como as denominadas “leis de Mendel”. Convida a considerar primeiro a seguinte proposição que, diz ele, é uma proposição que obviamente pertence à história natural: “os ratos albinos sempre se reproduzem puros”. Desta proposição afirma que, apesar de ser geral no sentido lógico, não é uma lei em sentido estrito, uma vez que traz a referência implícita a uma entidade particular, ou seja, a Terra, dado que o termo “ratos” denota uma espécie determinada de animal, cuja definição requer uma referência ao nosso planeta (SMART, 1963, p. 53-54). Ainda que — prossegue Smart (1963, p. 54) — redefinamos o termo “rato” sem fazer referência à Terra, mas por meio de uma série de propriedades A_1, A_2, \dots, A_n somente possuídas por ratos entre os animais deste planeta, é muito provável que seja falsa a proposição de que todos os que possuam essas propriedades e sejam albinos também se reproduzam puros. Em algum planeta pertencente a uma estrela remota poderia haver uma espécie de animal com tais propriedades, que sejam albinos, mas que não se reproduzam puros. Nesse caso, tal proposição não mais seria universalmente verdadeira e, portanto, não teria um alcance ilimitado e disso concluiríamos que não estamos diante de uma lei em sentido estrito (ou fundamental).

Se dirigimos depois nossa atenção às consideradas leis da genética, como as denominadas “leis de Mendel”, ocorre não só que não temos nenhuma certeza de sua validade fora do restrito âmbito espacial da Terra, mas que mesmo aqui em nosso planeta encontramos exceções. Segundo Smart, nem sequer as populações terrestres segregam

perfeitamente de acordo com a denominada “lei da segregação de Mendel” e isto “por uma infinidade de razões, das quais a mais importante é o fenômeno de *crossing-over*” (SMART, 1963, p. 55-56). A lei da segregação de Mendel, suposta lei fundamental da genética, não é, portanto, uma lei em sentido estrito.

3.3.1.2 Beatty e a necessidade

Outro argumento contra a existência de leis em biologia, muito discutido nos últimos tempos, está baseado na chamada “tese da contingência evolutiva” e pressupõe uma análise modal do conceito de lei (“lei natural” ou “lei da natureza”) em termos de necessidade nômica ou natural. Segundo essa análise, para que um enunciado seja considerado como lei ele deveria expressar algo mais do que uma regularidade verdadeira isto é, não basta ser, além de universal, verdadeiro contingentemente, mas deve possuir necessidade natural (ou nômica). Contudo, sustenta Beatty (1981, 1987, 1995, 1997), as generalizações do mundo vivo são de dois tipos: ou “são apenas generalizações matemáticas, físicas ou químicas (ou consequências dedutivas de generalizações matemáticas, físicas ou químicas, acrescidas de condições iniciais)” (BEATTY, 1995, p. 46), ou são “generalizações claramente biológicas” (BEATTY, 1995, p. 47). Se são generalizações do primeiro tipo, não podem ser consideradas leis da biologia; e se são do segundo tipo, descrevem resultados contingentes da evolução e, desse modo, carecem de *necessidade natural* ou *nômica* e, portanto, não deveriam ser consideradas leis da natureza.

Beatty — por meio da elaboração de uma tese defendida por Gould (1989) — diferencia dois sentidos de “contingência” evolutiva, ou seja, dois sentidos nos quais os agentes da evolução podem quebrar as regras, assim como fazê-las, e nos quais a natureza *fails to necessitate* a verdade das generalizações biológicas:

- a) o sentido mais fraco — que Carrier (1995) denomina “contingência simples” —, concernente à dependência das generalizações biológicas das circunstâncias em geral; nesse sentido fraco, “as condições que levam à predominância evolutiva de um traço determinado dentro de um grupo particular podem mudar de forma tal que se reduz a predominância do traço” (BEATTY, 1995, p. 53). A contingência simples resulta de fontes como a mutação, a seleção natural em ambientes mutáveis e a deriva ao acaso das frequências gênicas em populações pequenas e/ou entre genótipos relativamente equivalentes, entre outras.
- b) o sentido mais forte — denominada “contingência de alto nível” por Carrier (1995) — concernente à falha das circunstâncias em determinar de maneira inequívoca o resultado, segundo o qual todas as generalizações descrevem estados de coisas “contingentes”, uma vez que a “evolução pode levar a resultados diferentes a partir do mesmo ponto inicial, mesmo quando estão operando as mesmas pressões seletivas” (BEATTY, 1995, p. 57). Isso é devido a diversas razões, entre as quais

estão a chamada mutação “ao acaso” ou “*random*” (a probabilidade de ocorrência de uma mutação não é de modo algum proporcional à vantagem que ela confere), a “equivalência funcional” (há muitas maneiras diferentes de adaptar-se a um meio qualquer) e a deriva ao acaso das frequências gênicas em pequenas populações.

Essa tese da contingência evolutiva, sustenta Beatty, está relacionada, por sua vez, com outros temas de filosofia da biologia, a partir dos quais obtém apoio e cobra sentido: os ideais explicativos da biologia, especialmente o “pluralismo teórico”, e a natureza das controvérsias em biologia, especificamente as controvérsias a respeito da “significância relativa”. De acordo com Beatty, o pluralismo teórico, segundo o qual “*diferentes itens do mesmo domínio exigem explicações em termos de teorias ou mecanismos diferentes*” (BEATTY, 1995, p. 65), é característico da biologia, em oposição ao monismo teórico da tradição newtoniana, que procura explicar um domínio de fenômenos em termos de tão poucos mecanismos diferentes quanto possível e, no melhor dos casos, de um único mecanismo. Para Beatty também são características da biologia as disputas de “significância relativa”, nas quais o que está em questão é o alcance na aplicabilidade de uma teoria dentro de um domínio, seu domínio pretendido, isto é, a proporção de fenômenos dentro do domínio que a teoria descreve corretamente, e não se o mecanismo ou teoria é a descrição correta (BEATTY, 1995, p. 75).

Segundo Beatty, os exemplos de pluralismo teórico e de controvérsias de significância relativa, que aparecem em todos os níveis de pesquisa em biologia, apoiam a tese da contingência evolutiva no seguinte sentido: uma vez que as contingências da história evolutiva excluem (impossibilitam) a existência de leis em biologia, não é surpreendente que um biólogo esteja mais interessado no *alcance na aplicabilidade* de uma teoria dentro de seu domínio pretendido do que em sua possível *universalidade* dentro desse domínio; e que, ao não esperar generalizações universais que sejam válidas dentro de um domínio, os biólogos esperam valer-se de uma pluralidade de teorias para cobri-lo.

3.3.2 Em defesa da existência de leis em biologia

3.3.2.1 Ruse, Manson e Carrier sobre Smart e Beatty

Uma estratégia possível contra essa argumentação é questionar a análise feita por Smart dos exemplos selecionados. Esse caminho é seguido, por exemplo, por Ruse (1970) e Munson (1975). Ambos assinalam que o enunciado “os ratos albinos sempre se reproduzem puros” não constitui, de nenhuma maneira, algo que um biólogo ou geneticista poderia apresentar como lei, seja em sentido estrito ou fundamental. Segundo Ruse, tal enunciado, em caso de ser considerado como uma lei, teria de sê-lo como uma lei derivada, obtida a partir das leis fundamentais “os genes albinos são recessivos” e a lei da segregação de Mendel — que, de acordo com a formulação que ele dá, “estabelece que, quando dois organismos se cruzam, cada um contribui para a descendência com

apenas um dos genes do par presente em cada *locus* particular e que, considerando apenas esse *locus*, a probabilidade de que seja transmitido para a descendência um ou outro dos genes do par é exatamente a mesma” —, nenhuma das quais faz referência, explícita ou implícita, à Terra. Por outro lado, Ruse acrescenta que nenhuma definição de um grupo de organismos (espécie) precisa referir-se, nem sequer implicitamente, à Terra, e que na prática nenhuma definição faria tal referência (RUSE, 1970, p. 246).

Para Munson, por sua vez, o erro que comete Smart ao considerar o enunciado “os ratos albinos sempre se reproduzem puros” é o de confundir uma instância de lei com a própria lei: esse enunciado é, na verdade, uma instância do princípio mendeliano que afirma que “todo organismo diplóide, homocigótico com relação a um caráter recessivo, reproduz-se puro”, em cuja formulação não se faz referência, explícita ou implícita, a nenhuma espécie ou gene em particular, e que não apenas é logicamente geral, mas também irrestrito do ponto de vista espaçotemporal (MUNSON, 1975, p. 445).

Além disso, tanto para Ruse como para Munson a lei da segregação mendeliana, que é universal em sua forma, não se refere explícita ou implicitamente a objetos particulares (como poderia ser a Terra) e é irrestrita do ponto de vista espaçotemporal; tampouco contém outros termos que não sejam gerais, ou seja, atende a todos os requisitos que, segundo Smart, deve satisfazer um enunciado para ser denominado “lei em sentido estrito”.

Quanto à existência de exceções a essa lei, Ruse aponta que não é a lei da segregação que precisa ser modificada devido à existência de exceções, mas sim outra das leis atribuídas a Mendel, ou seja, a lei da transmissão independente, e isto não pelo “*crossing-over*” (recombinação, permuta), mas devido a outro fenômeno conhecido como “*linkage*” (ligação gênica). Além disso, Ruse assinala que embora seja verdade que existiriam exceções à lei da segregação, especialmente pela existência de genes extracromossômicos, essas exceções alcançariam uma proporção muito pequena do total dos casos analisados pela genética, pelo menos com certeza não maior do que a encontrada na maioria das leis físicas (RUSE, 1970, p. 243-244).

Por outro lado, temos visto que a tese da contingência evolutiva é suficiente para que Beatty negue que as generalizações biológicas sejam leis. Contudo, mesmo quando admite não saber se existem leis físicas ou químicas, concede que é possível que as generalizações físicas ou químicas, que são verdadeiras com respeito aos mundos vivo e não-vivo, sejam contingentes, talvez não evolutivamente, mas “cosmologicamente” contingentes. De fato, como assinala Carrier (1995), a tese da contingência evolutiva não parece ser exclusiva da biologia em nenhum dos dois sentidos, seja o mais fraco ou o mais forte. Em relação ao sentido mais fraco, resultados concretos obtidos com base em todas as leis científicas dependem grandemente das condições iniciais e de contorno que tenham sido escolhidas. Com respeito ao sentido mais forte, a ocorrência de mudanças ao acaso, que tornam não-preditivas as explicações evolutivas, é uma situação que também está presente na mecânica quântica (dado que é impossível prever fenômenos

quânticos; somente é possível prever médias e frequências relativas dos valores medidos). Mais ainda, o “pluralismo teórico” e as controvérsias de “significância relativa” são mais comuns em física do que Beatty pensa e, deste modo, não são características apenas da biologia.

3.3.2.2 Brandon, Sober e Elgin sobre leis biológicas não-empíricas ou a priori

Outra estratégia utilizada para defender a existência de leis ou princípios em biologia — ou de enunciados que, não se ajustando à elucidação clássica do conceito de lei, cumprem na biologia papéis equivalentes aos que tradicionalmente são atribuídos às leis, como, por exemplo, o de serem explicativas — consiste em distinguir dois tipos de generalizações: as empíricas — eventualmente não universais e contingentes ou de necessidade nômica limitada — e as não empíricas — mas explicativas —, e em sustentar que pelo menos algumas (das) leis biológicas (mais fundamentais) ou princípios são do segundo tipo. Esta é a estratégia seguida por autores como Brandon (1978, 1997), Sober (1984, 1993, 1997) e Elgin (2003).

De acordo com o primeiro (BRANDON, 1978, 1997), as generalizações desse tipo são leis esquemáticas, ou esquemas de lei, que carecem de conteúdo empírico por si mesmas, ou seja, que não possuem conteúdo empírico biológico, e são, rigorosamente falando, matemática aplicada a problemas biológicos. Nesse sentido, são analíticas, e constituem princípios organizadores das teorias empíricas das quais são originárias, tendo um papel essencial em todas as explicações que essas teorias proporcionam. Mas se estas generalizações carecem de conteúdo empírico enquanto esquemas de lei, não ocorre o mesmo com seus pressupostos de aplicabilidade, que são empíricos, nem com suas instanciações, que também o são. Brandon (1997) recomenda algo que denomina “conservadorismo linguístico”, que consiste em manter a caracterização clássica de lei e em reconhecer que outras coisas diferentes das leis, assim caracterizadas, podem ter poder explicativo — sejam regularidades empíricas, mas contingentes, ou generalizações não empíricas (citando como exemplos deste último tipo o princípio de seleção natural, a lei de Hardy-Weinberg e a explicação de Galton de regressão em direção à média).

Em diversos trabalhos, Sober (1984, 1993, 1997) argumentou que o processo da evolução está governado por modelos (tais como o teorema fundamental da seleção natural de Fisher, o modelo de Kimura da evolução neutra ou a lei de Hardy-Weinberg) que, na medida em que constituem leis de processos caracterizadas por serem generalizações qualitativas, que dão apoio a contrafáticos e que descrevem relações causais e explicativas — dizendo como os sistemas do tipo especificado se desenvolvem no tempo e governando, assim, as trajetórias das populações, ao descreverem a probabilidade de distribuição dos estados que o sistema poderia ocupar em alguma quantidade determinada de tempo posterior —, podem ser conhecidos como verdadeiros *a priori*, independente da experiência sensível (SOBER, 1984, p. 65; SOBER, 1997, p. S458-S459).

Contudo, apesar de que as proposições dos modelos matemáticos da biologia evolutiva são *a priori*, Sober (1984, 1993) enfatiza tanto seu caráter não trivial quanto o fato de serem passíveis de revisão à luz da experiência, i.e., de serem contrastáveis⁷ empiricamente. Mesmo no caso em que tais proposições sejam concebidas como tautologias — seja por serem verdades matemáticas ou, como em uma das interpretações habituais do princípio da seleção natural, que ele rejeita (SOBER, 1984, p. 74; 1993, p. 69-73), por constituírem definições —, é uma questão empírica (SOBER, 1993, p. 16, 18, 73) saber se as condições estipuladas pelo modelo proposto se cumprem, i.e., determinar se o modelo se aplica ou não, ou se há entidades que se ajustem à suposta definição proporcionada por elas (SOBER, 1984, p. 81).

Nessa mesma linha de pensamento, sustenta que, inclusive quando uma generalização utilizada em uma explicação pudesse ser uma verdade matemática, “[I]a explicação *como um todo* é empírica, devido a *outros* dos seus componentes” (SOBER, 1984, p. 79), dado que, como ensinam Duhem e Quine, “asseverações altamente teóricas resultam em predições observacionais somente quando são associadas a outros pressupostos [o que] mostra por que pode ser difícil ver se uma asserção teórica é contrastável empiricamente, uma vez que não é possível determinar isso examinando a afirmação de maneira isolada” (SOBER, 1984, p. 73).

Por outro lado, Sober (1997) sugere um modo de transformar — mediante a explicitação da cláusula *ceteris paribus* ou, como teria que denominá-la seguindo Joseph (1980), *ceteris absentibus* implícita nos modelos evolutivos — as generalizações biológicas contingentes em leis não contingentes (SOBER, 1997, p. S459-461), relacionando, assim, mediante certa “formulação apropriada”, a ideia de leis biológicas (de processo) *a priori* — ou enunciados gerais “do tipo ‘se/então’” (SOBER, 1993) — com a tese da contingência evolutiva apresentada por Beatty. Para isso, propõe, em primeiro lugar, representar a tese da contingência evolutiva apresentada por Beatty da seguinte maneira (SOBER, 1997, p. S460):

$$I \rightarrow [se\ P\ então\ Q]$$

$$t_0 \quad t_1 \quad t_2$$

onde **I** é o conjunto de condições iniciais contingentes obtidas em um tempo determinado (t_0), que causa uma generalização ser verdadeira durante algum período de tempo posterior (de t_1 a t_2). Devido a que a generalização é verdadeira somente porque se obteve **I**, poderíamos dizer que a generalização é contingente. “Contudo”, prossegue Sober, “há *outra* generalização que sugere este cenário, e não é nada claro que *esta*

⁷ Nota do Org.: em português difundiu-se o uso do termo ‘testar’ (e correlatos, ‘teste’ etc.), que constituem anglicismos (*to test* e correlatos, em inglês). Em Espanhol usa-se ‘contrastar’ (e correlatos, ‘contrastação’ etc.), para designar os procedimentos envolvidos em passar as teorias (e outras construções científicas) pelo *crivo* da experiência, ou em submetê-las ao *tribunal* da experiência, metáforas que se consolidaram por tradição. Optamos por manter, neste capítulo, a terminologia empregada na versão original.

generalização seja contingente. Esta generalização terá a seguinte forma lógica:

(L) Se I é obtido em um tempo, então a generalização [se P então Q] será válida depois”.
(SOBER, 1997, p. S460).

Poderíamos dizer, utilizando a terminologia de Schaffner (1980, 1993), que esse procedimento permite “congelar” os acidentes “históricos” em “universalidade nômica”,⁸ mesmo que *a priori*.

Finalmente, baseado nas análises realizadas por Sober (1997) e tomando como exemplo a lei de Hardy-Weinberg, Elgin (2003) também sustentou, em um artigo recente, a existência de leis biológicas *a priori*. Sua argumentação consiste em afirmar que generalizações biológicas não empíricas ou *a priori* “aparecem em explicações e predições em biologia de um modo similar a como aparecem as leis físicas em explicações e predições em física”; e que, embora usualmente haja acordo, no debate sobre as leis da natureza, em torno de que “as leis devem ser empíricas e universais” prossegue Elgin —, “ou bem temos que nos apegar ao requisito empírico e dizer que tais generalizações biológicas *a priori* não são leis da natureza ou bem assumimos essas generalizações biológicas *a priori* como evidência de que o requisito empírico é forte demais. Eu sou favorável à última opção. Uma das implicações de abandonar esse requisito é que a biologia sim possui leis” (ELGIN, 2003, p. 1381).

4 As concepções semânticas das teorias

Começando com o trabalho de J.C.C. McKinsey, E. Beth e J. von Neumann, desenvolvido entre as décadas de trinta e cinquenta, torna-se cada vez mais estendida e acaba impondo-se em geral, próximo do final da década de setenta e na de oitenta, uma nova caracterização das teorias científicas, denominada *concepção semântica das teorias* (também chamada *modelo-teórica*, *semantista* ou *modelista*). Esta nova concepção é desenvolvida, entre outros, pelos respectivos seguidores dos autores acima mencionados, P. Suppes, B. van Fraassen e F. Suppe, além de R.N. Giere, nos Estados Unidos; M.L. Dalla Chiara e G. Toraldo di Francia, na Itália; M. Przelecki e R. Wójcicki, na Polônia; G. Ludwig, na Alemanha; N.C.A. Da Costa, no Brasil; e a concepção estruturalista das teorias, iniciada nos Estados Unidos por um estudante de Suppes, J. Sneed, e desenvolvida na Europa, principalmente na Alemanha, por aquele que reintroduziu a filosofia analítica em geral e a filosofia da ciência em particular nos países de língua alemã e nos outros países da Europa Central depois da Segunda Guerra Mundial, W. Stegmüller, e seus discípulos C.U. Moulines e W. Balzer, e por J.A. Díez, J.L. Falguera, A. García da Sienra, M. Casanueva, C. Lorenzano e P. Lorenzano, entre outros, na América ibérica, constituindo uma verdadeira *família*, com diferentes versões que compartilham alguns elementos gerais.

⁸ Para uma discussão aprofundada do tratamento que Schaffner dá à acidentalidade e/ou à necessidade, assim como de outros aspectos da proposta deste autor, Lorenzano pode ser consultado (2012).

O slogan do enfoque semântico é o seguinte: apresentar uma teoria não é apresentar uma classe de axiomas, é apresentar uma classe de modelos. Um modelo, em sua acepção informal mínima, é um sistema ou estrutura que pretende representar, de maneira mais ou menos aproximada, um “pedaço da realidade”, constituído por entidades de diversos tipos, que *realizam* uma série de afirmações, no sentido de que nesse sistema “ocorre o que as afirmações dizem” ou, mais precisamente, as afirmações são verdadeiras nesse sistema. Por exemplo, se consideramos a segunda lei de Newton, há vários sistemas ou “pedaços de realidade” nos quais ela é verdadeira (por exemplo, um corpo caindo na superfície terrestre, um planeta girando ao redor do Sol, um pêndulo, etc.). Essa ideia intuitiva pode ser precisada de diversos modos, sendo o mais usual aquele que corresponde à teoria de modelos.

Dado que a noção de modelo é uma noção fundamentalmente semântica (algo é um modelo de uma afirmação se a afirmação é *verdadeira* com respeito a esse algo) e que sua análise mais comum é feita pela teoria de modelos, denomina-se *concepção semântica* esse novo enfoque, que enfatiza a importância dos modelos na análise da ciência. A concepção clássica é qualificada, contrariamente, como *sintática* devido à sua caracterização das teorias enquanto conjuntos de enunciados e pela sua ênfase geral nos aspectos linguístico-sintáticos. O slogan acima mencionado expressa, portanto, o caráter distintivo da concepção semântica frente à concepção sintática clássica.

Essa opção não supõe, nem pretende, prescindir dos enunciados ou, em geral, das formulações linguísticas; não pretende que os recursos linguísticos sejam supérfluos para a caracterização metateórica das teorias. É claro que é preciso uma linguagem para determinar ou definir uma classe de modelos. Os modelos, à medida que forem determinados explicitamente, e de maneira precisa, na análise metateórica, são determinados através de uma série de axiomas, princípios ou leis, isto é, mediante enunciados. Ninguém pretende negar isso. A única coisa que se pretende é que os conceitos relativos a modelos são mais proveitosos para a análise filosófica das teorias científicas, da sua natureza e funcionamento, que os conceitos relativos a enunciados; que a natureza, função e estrutura das teorias é melhor compreendida quando sua caracterização, análise ou reconstrução metateórica é centrada nos modelos que determina, e não em um conjunto particular de axiomas ou recursos linguísticos por meio dos quais faz isso.

O enfoque semântico, que enfatiza a referência explícita aos modelos, mais do que aos enunciados, pode parecer uma simples revisão do enfoque sintático, próprio da concepção clássica. De fato é uma revisão, dado que pretende expressar de maneira mais adequada uma ideia já contida na concepção anterior, mesmo que insatisfatoriamente expressa. Mas não é uma simples revisão — se com isso se quer sugerir que se trata de uma revisão sem importância —, à medida que é a conceitualização mais satisfatória de uma ideia essencialmente correta, antes insatisfatoriamente conceitualizada. E exemplifica o tipo de progresso ao que é possível aspirar em filosofia.

Até aqui tratou-se da motivação e justificativa da mudança de estratégia que caracte-

riza a família de concepções semânticas. Quanto ao desenvolvimento dessa estratégia, cada membro da família faz isso de um modo específico, não apenas tecnicamente, mas também diferem com respeito a questões filosóficas fundamentais. Não compartilham, portanto, uma série de teses filosóficas substantivas (além das gerais, relativas à estrutura e natureza das teorias científicas), mas, sim, um modo e um marco no qual colocar os problemas filosóficos. A mesma coisa ocorria no seio da concepção herdada, onde o acordo geral sobre o enfoque axiomático era compatível com diferenças radicais em temas filosóficos substantivos, como o do realismo, da explicação ou da causalidade. Contudo, apesar de suas diferenças, as diversas caracterizações da noção de teoria que são feitas dentro da família semântica têm alguns elementos em comum:

- (1) uma teoria caracteriza-se em primeiro lugar, como já vimos, por determinar um conjunto de modelos; apresentar/identificar uma teoria é apresentar/identificar a família dos seus modelos característicos. A determinação dos modelos é realizada por meio de uma série de princípios ou leis. As leis devem ser entendidas, portanto, como definindo uma classe de modelos: “ x é um modelo da teoria... se e somente se $_{def} _ (...x...)$ ”, onde $_$ expressa as leis em questão. Que isto seja uma definição, que as leis definam os modelos, não significa, é claro, que uma teoria seja uma definição, ou que seja verdadeira por definição, ou coisas parecidas; significa apenas que as leis determinam quais entidades se comportam de acordo com a teoria.
- (2) uma teoria não apenas determina, por meio de suas leis, uma classe de modelos. Se somente fizesse isso, pouco teríamos. Já sabemos, por exemplo, o que é, de modo abstrato, um sistema mecânico. O que fazemos só com isso? Nada, uma vez que definimos os sistemas mecânicos para conseguir algo mais, talvez, por exemplo, para explicar o comportamento do par de objetos Terra-Lua. Uma teoria determina uma classe de modelos para alguma coisa: para dar conta de certos dados, fenômenos ou experiências correspondentes a determinado âmbito da realidade. Parte da identificação da teoria consiste, então, na identificação desses fenômenos empíricos dos quais se pretende dar conta.
- (3) uma vez identificados os modelos teóricos abstratos e os fenômenos empíricos dos quais se pretende dar conta, temos o essencial da teoria. O que faz a teoria é definir os modelos com a pretensão de que representem de maneira adequada os fenômenos, i.e., com a pretensão de que os sistemas que constituem os fenômenos dos quais queremos dar conta estejam entre os modelos da teoria. Em termos tradicionais, esperamos que tais fenômenos concretos satisfaçam as leis da teoria, que se comportem como as leis dizem. Esta pretensão torna-se explícita mediante um ato linguístico ou proposicional, mediante uma *afirmação*, a afirmação ou asserção “empírica” da teoria. A asserção empírica afirma que há uma certa

relação entre os sistemas empíricos dos quais queremos dar conta e os modelos determinados pelas leis. Esta relação pode ser de diversos tipos, mais fortes ou mais fracos, dependendo das versões. Pode ser de identidade, isomorfismo, aproximação, subsunção, ou similaridade. O essencial é que a asserção empírica expressa a pretensão de que nossa teoria represente adequadamente a “realidade”, i.e., que nossos modelos se “apliquem bem” aos sistemas que é preciso explicar.

Já se tentou usar as diferentes concepções semânticas das teorias na análise específica de diversas teorias científicas particulares, entre as quais podemos contar várias que pertencem ao âmbito das ciências biológicas, biomédicas e bioquímicas.⁹ Essas análises, por sua vez, são feitas tanto por meio de um uso intuitivo, informal ou lato, como sistemático das ferramentas conceituais dessas metateorias visando o esclarecimento de algum aspecto ou problema vinculado com (alguma(s) da(s)) conceitualizações ou teorizações pertencentes a esses campos científicos.

5 A noção de lei fundamental na concepção estruturalista das teorias

Em seções anteriores, primeiro expusemos e analisamos a elucidação clássica do conceito de lei e, depois, acompanhamos a discussão no âmbito filosófico sobre a existência de leis em biologia, articulada em torno das temáticas da universalidade, da necessidade e do caráter *a priori* dessas leis. Nesta seção, tentaremos mostrar como essas questões podem ser abordadas por meio da noção de lei fundamental proposta no marco da *concepção estruturalista das teorias científicas* — também chamada *concepção estrutural*, *estruturalismo metateórico*, e, mais raramente, *estruturalismo alemão* (REDMAN, 1989) ou *escola estruturalista alemã* (SUÁREZ; CARTWRIGHT, 2008).¹⁰

Como vimos na seção 3, apesar dos sucessivos e renovados esforços realizados, ainda não dispomos de um conceito satisfatório de lei científica, i.e., de um conjunto adequado

⁹ Para uma apresentação e avaliação concisa de algumas das reconstruções de teorias em biologia realizadas por meio da utilização tanto da concepção clássica como das diferentes variantes semanticistas, ver Krohs (2004, 2005).

¹⁰ Ver Balzer, Moulines & Sneed (1987) para uma apresentação completa, ou Díez & Lorenzano (2002a) para uma apresentação sucinta, dessa concepção metateórica. Dentro da família de concepções semânticas, a concepção estruturalista é a que oferece uma análise mais detalhada da estrutura fina das teorias, por meio tanto do tratamento de uma quantidade maior de elementos quanto de uma melhora no tratamento dos elementos identificados previamente, ao mesmo tempo que é a que mais atenção tem dedicado à análise e reconstrução de teorias científicas particulares, e a que maiores frutos tem dado no esclarecimento dos problemas conceituais e na explicitação dos pressupostos fundamentais de teorias científicas concretas. Nancy Cartwright assim resume as duas vantagens relativas da metateoria estruturalista com respeito a outras propostas semânticas: “Os estruturalistas alemães sem dúvida oferecem o tratamento mais satisfatoriamente detalhado e bem ilustrado da estrutura das teorias científicas disponível” (CARTWRIGHT, 2008, p. 65). Para uma apresentação e comparação das distintas concepções semânticas, ver Lorenzano (2013) e Ariza, Lorenzano & Adúriz-Bravo (2016). Para uma bibliografia (quase) completa até 2012, a partir da concepção estruturalista e sobre ela, ver Diederich, Ibarra & Mormann (1989, 1994) e Abreu, Lorenzano & Moulines (2013).

de condições necessárias e suficientes precisas, como critério para que um enunciado seja considerado como uma “lei”. Mais do que isso, “[é] provável que nenhum conjunto de condições, que parecesse satisfatório para todos, possa ser alguma vez encontrado, uma vez que a noção de lei é uma noção fortemente histórica, dependente da disciplina” (BALZER; MOULINES; SNEED, 1987, p. 19). Por isso, dentro da tradição estruturalista — quando se discutem os critérios para que um enunciado seja considerado uma lei fundamental de uma teoria —, a tendência é falar, de maneira mais precisa, de “condições necessárias” (STEGMÜLLER, 1986), de “condições necessárias fracas” (BALZER, MOULINES; SNEED, 1987); ou, melhor ainda, apenas de “sintomas”, alguns inclusive formalizáveis” (MOULINES, 1991), embora “em cada caso particular de reconstrução de uma teoria dada, parece, via de regra, ser relativamente fácil chegar a um acordo, com base em considerações informais ou semi-formais [...], sobre se um determinado enunciado deve ser tomado como lei fundamental da teoria em questão” (MOULINES, 1991, p. 233).

Na literatura estruturalista geralmente são mencionados quatro critérios como condições necessárias, condições necessárias *fracas* ou “sintomas” para ser lei fundamental¹¹: 1) o caráter sinóptico; 2) que seja válida em todas as aplicações intencionais da teoria; 3) o caráter *quase-vácuo* (empiricamente); e 4) o papel sistematizador.

- 1) O caráter sinóptico. Esse critério tem recebido diferentes formulações, algumas mais fortes do que outras. De acordo com a mais forte delas, “qualquer formulação correta da lei deveria incluir necessariamente *todos* os termos relacionais (e, implicitamente, também todos os conjuntos básicos) e, portanto, definitivamente, *todos os conceitos fundamentais* que caracterizam essa teoria” (MOULINES, 1991, p. 234). Nas formulações mais fracas, não se exige que nas leis fundamentais ocorram todos os conceitos fundamentais, mas apenas “várias das magnitudes” (STEGMÜLLER, 1986, p. 23), “diversas funções” (STEGMÜLLER, 1986, p. 93), “possivelmente muitos conceitos teóricos e não teóricos” (STEGMÜLLER, 1986, p. 386), “quase todos” (BALZER; MOULINES; SNEED, 1987, p. 19) ou “pelo menos dois” (STEGMÜLLER, 1986, p. 151) conceitos. Qualquer das formulações do critério permite que diferenciemos as leis fundamentais das “meras” caracterizações dos conceitos individuais (ou inclusive de possíveis leis especiais), nas quais os termos ocorrem de maneira isolada.
- 2) O critério de ser válida em todas as aplicações intencionais da teoria permitiria discriminar as leis fundamentais das leis especiais, que, embora sinópticas, somente são válidas em algumas, mas não em todas, as aplicações da teoria. Segundo ele, não é necessário que as leis fundamentais das teorias possuam um alcance

¹¹ Para um tratamento atualizado da noção de lei fundamental na concepção estruturalista das teorias que leve em conta o que será discutido mais adiante sobre a necessidade, e que incorpore explicitamente a *força modal como um quinto critério*, ver Lorenzano (2014-2015, esp. p. 54-55).

ilimitado, sejam aplicáveis em todo tempo e lugar, e tenham como universo de discurso algo como uma “grande aplicação”, que constitui um modelo único ou “cósmico” (STEGMÜLLER, 1979; MOSTERÍN, 1984); basta que se apliquem a sistemas empíricos parciais e bem delimitados (o conjunto de aplicações intencionais). De fato, como vimos na seção 3, somente as leis fundamentais de algumas teorias cosmológicas, que são aplicáveis ao modelo cósmico, entre poucas outras, são universais nesse sentido. Contudo, essa não é a situação habitual. As leis da física normalmente são aplicadas a sistemas físicos e bem delimitados (o conjunto de aplicações intencionais), não ao modelo cósmico. E isso também vale para a ciência empírica de modo geral. Das leis fundamentais, então, não se afirma que valem em todo tempo e lugar, mas sim em todos os modelos da teoria; e supõem-se que sejam válidas em todas as aplicações (propostas ou intencionais) da teoria, enquanto as leis mais específicas seriam aplicáveis a domínios mais restritos.

- 3) O caráter *quase-vácuo*. Este “sintoma” refere-se ao fato de que as leis fundamentais são altamente abstratas, esquemáticas, suficientemente vácuas e com ocorrência essencial de termos próprios, distintivos, dependentes da teoria (chamados “*T*-teóricos”), de modo a resistir qualquer possível refutação, mas que, contudo, adquirem conteúdo empírico específico (e a possibilidade de serem contrastadas) mediante um processo não dedutivo conhecido com o nome de “especialização” (MOULINES, 1991). Esse processo, por meio do qual são obtidas as leis mais específicas, chamadas “especiais”, a partir de uma(s) lei(s) fundamental(is) de uma teoria, consiste na introdução de restrições ulteriores, constrições ou especificações a (alguns dos componentes de) essa(s) lei(s), de maneira tal a ir concretizando-a progressivamente em várias direções, até desembocar finalmente nas chamadas “especializações terminais”, nas quais todos os seus componentes estão especificados.¹² Moulines propõe a denominação de “empiricamente irrestritos” (1978/1982, p. 96) para esse tipo de enunciado que, por um lado, são irrefutáveis ou empiricamente vácuos, mas que, por outro lado, são assim em um sentido diferente ao dos exemplos paradigmáticos de enunciados analíticos, como “Todos os solteiros são não casados”. Devido a esse caráter peculiar das leis fundamentais, também já foi sugerido considerá-las como um tipo particular de enunciados “quasi-analíticos” ou “sintéticos *a priori*”, mas com uma noção relativizada de *a priori*. Essa última noção é encontrada em alguns dos epígonos

¹²As diversas possibilidades de especialização podem ser realizadas parcial ou totalmente, de maneira isolada ou conjuntamente. Uma especialização em que tenham sido realizados totalmente os diferentes tipos de especificação denomina-se “especialização terminal” ou “lei especial terminal”. E são as “asserções empíricas” associadas a essas especializações as que, em todo caso, seriam contrastadas (dirigindo a elas “os dardos do *modus tollens*”) e avaliadas, i.e., aceitas ou rejeitadas, por constatar, ou não, que os sistemas empíricos considerados cumprem com o proposto pelas especializações terminais sugeridas. Caso “saíam vencedoras” da contrastação, i.e. se as especificações introduzidas mostrarem-se apropriadas, diz-se que as aplicações pretendidas têm ‘êxito’, e é assim que os sistemas empíricos passam a ser “modelos” da teoria.

de Kant, entre os quais seria possível mencionar Cassirer (1910) — que, tendo presente a distinção kantiana entre princípios *a priori constitutivos* e *regulativos*, propõe substituir o *a priori* constitutivo de Kant por um ideal puramente regulativo, sobre o qual voltaremos mais adiante. Também encontramos essa noção em autores como Reichenbach (1920), que rejeita a ideia de juízos sintéticos *a priori* — em que o *a priori* é absolutamente fixo e impossível de revisar, incorporado de uma vez e para sempre em nossas capacidades cognitivas fundamentais —, mas aceita uma concepção *relativizada* e *dinâmica* deste, que muda e se desenvolve juntamente com o desenvolvimento dos princípios pertencentes às próprias ciências matemática e física, mantendo a função constitutiva, caracteristicamente kantiana, de estruturar e dar um marco ao conhecimento empírico natural mediante esses princípios, tornando-o, assim, possível. A noção proposta por Reichenbach é retomada e desenvolvida, mais recentemente, por Friedman (1993, 1994, 1997, 2000, 2002, 2004) e mencionada por Kuhn (1993), além de desenvolvida por ele (KUHN, 1962/1970, 1974a, 1974b, 1976, 1983a, 1983b, 1989a, 1990) em uma linha de pensamento muito próxima à da concepção estruturalista. Um dos componentes essenciais dos paradigmas ou matrizes disciplinares são as “generalizações simbólicas”, que “segundo a análise de Stegmüller [...] não são mais do que as *leis fundamentais* do chamado ‘núcleo estrutural’ de uma teoria” (MOULINES, 1978/1982, p. 89). Devido a que as generalizações simbólicas parecem possuir características de enunciados tanto analíticos quanto sintéticos, além de serem “constitutivas” das *teorias* às quais pertencem (KUHN, 1976, p. 189) e “necessárias” nesse *contexto* (KUHN, 1983b, p. 566-567; 1989a, p. 22 n. 19; 1990, p. 317 n. 17) — diferentemente das formas simbólicas ou leis específicas, que não são constitutivas das teorias nas quais aparecem e que “são todas [...] totalmente contingentes” (1983b, p. 566) —, Kuhn chega a caracterizá-las como quasi-analíticas (KUHN, 1974a, p. 304 n. 14; 1976, p. 198 n. 9) e, finalmente, como sintéticas *a priori* (KUHN, 1989a, p. 22 n. 19; 1990, p. 317 n. 17). Da mesma maneira poderiam ser caracterizadas as leis fundamentais da metateoria estruturalista.¹³

- 4) O último dos “sintomas” poderia ser entendido como estabelecendo que as leis fundamentais possibilitam incluir na mesma teoria diversas aplicações a diferentes sistemas empíricos, ao proporcionar um guia e um marco conceitual para a formulação de outras leis (as denominadas “especiais”) que, como vimos acima, introduzem restrições adicionais com respeito às leis fundamentais e aplicam-se, assim, aos sistemas empíricos particulares. Devido, então, ao processo de “especialização”, que estrutura as teorias de um modo fortemente hierárquico, e à obtenção de aplicações que têm ‘êxito’, é possível integrar os diferentes sistemas

¹³Ver Lorenzano (2008a), para diferentes sentidos nos quais se pode entender a noção de *a priori* constitutivo e sua vinculação com o debate em torno das leis e teorias científicas.

empíricos, “modelos” ou “exemplares” sob uma única conceitualização, onde a(s) lei(s) fundamental(is) ocupam um lugar central. Normalmente, há uma única lei fundamental “na topo” da hierarquia e uma série de leis especiais com diversos graus de “concretude”, “especificação” ou “especialização”. Além disso, à medida que as leis fundamentais, por um lado, são quase-vácuas — afirmando que se dão certas relações entre seus componentes mas deixando esses componentes indeterminados até que sejam feitas as correspondentes especializações, e que, por outro lado, funcionam heurísticamente como guias ou regras para a formulação de leis especiais progressivamente mais restritivas —, parecem possuir, em princípio, “um valor não *constitutivo*, mas meramente *regulativo*” (Kant 1781/1787, A 180/B 223) e, nesse sentido, também parecem situar-se na linha de pensamento de Cassirer (1910). Ao funcionar, então, regulativamente, as leis fundamentais determinam em grande medida (algumas das) as ações que realizam os cientistas no desenvolvimento da sua prática. Esta maneira de entender o componente “*a priori*” das leis poderia ser relacionada com um outro modo de se entender a noção de “*a priori* constitutivo” (e não “meramente regulativo”), a saber, como uma ideia pragmática de constituição, tal como é encontrada originalmente nos pragmatistas, em Kuhn (1962/1970, 1989a, 1990), e que atualmente defendem autores como Richardson (2002). A ideia é que os princípios *a priori* constituem as *práticas científicas*, determinando em grande medida (algumas de) as ações que realizam os cientistas durante o desenvolvimento da sua prática, em particular, como já assinalamos, a especialização, mas também outras tradicionalmente reconhecidas pela filosofia da ciência, e estreitamente vinculadas com ela, como a de contrastar hipóteses, e a explicação.

Mas vejamos agora, brevemente, como se relaciona essa noção de lei fundamental com as discussões sobre a universalidade, a necessidade e o caráter *a priori* das leis da biologia presentes nas seções anteriores.

5.1 Universalidade, necessidade e aprioricidade das leis da biologia

“Quando os filósofos discutem leis da natureza falam em termos de universalidade e necessidade”, escreve um dos mais importantes representantes da família semantista, à qual pertence a concepção estruturalista, Bas van Fraassen (1989, p. 1). Os dois argumentos apresentados contra a existência de leis biológicas referem-se, justamente, à sua falta de universalidade e de necessidade. Conforme vimos, contudo, com estes critérios parece que não apenas deveriam ser descartadas as leis biológicas como tais, mas também as leis físicas mais respeitáveis. De fato, devido à falta de critérios não problemáticos para as leis da natureza, van Fraassen (1989) propõe se prescindir dessa categoria. Sua crítica ao conceito de necessidade natural ou nômica e seu consequente ceticismo quanto à noção de lei da natureza, são compartilhados por outros autores,

como Swartz (1995). Aceitar isso, contudo, não implica para eles que não existam equações fundamentais ou princípios básicos de teorias, que realmente estruturam a prática científica real; isso sim que sejam concebidas como *leis científicas* (SWARTZ, 1995) ou *leis dos modelos* (VAN FRAASSEN, 1989, 1993), por oposição às *leis da natureza*. Essas leis não são concebidas como regularidades empíricas que governam o mundo natural que nos rodeia — independentemente de se os seres inteligentes possuem ou não conhecimento dessas regularidades ou de se foi desenvolvida uma representação simbólica apropriada ou não para pelo menos algumas dessas regularidades —, mas como criações humanas, i.e., como regularidades do mundo natural (ou, melhor ainda, do *mundo modelado*) conhecidas por nós, que foram postas em formas simbólicas apropriadas e adotadas em nosso esforço coletivo de explicar, predizer e controlar esse mundo. Nessa linha, nos concentramos nas leis científicas ou da ciência, apresentando a elucidação que a concepção estruturalista das teorias faz do conceito de lei (científica) fundamental e, a seguir, discutiremos o correspondente *status* das leis da biologia ou das ciências biológicas.

Primeiro, consideremos a condição de *universalidade*. Para a concepção estruturalista, assim como para as outras versões da família semanticista, não é necessário que as leis fundamentais das teorias possuam um alcance ilimitado, se apliquem em todo tempo e lugar e tenham como universo de discurso algo como uma “grande aplicação”, que constitua um modelo único ou “cósmico”; delas se requer, isso sim, que sejam válidas em *todos aqueles âmbitos em que se supõe que a teoria se aplica*, i.e., em *todas as aplicações propostas ou intencionais da teoria*. E a mesma coisa ocorre com as leis das ciências biológicas. A maioria das teorias científicas (as biológicas incluídas) possuem leis de diferentes graus de generalidade dentro do mesmo marco conceitual, com uma única lei fundamental “no topo” da hierarquia – que não vale em todo tempo e lugar, mas em todos os modelos da teoria, e supõe-se que seja válida em todas as aplicações intencionais da mesma — e uma série de leis especiais — que se aplicam a um domínio mais restrito — com diferentes graus de “concretude”, “especificação” ou “especialização”.

Em relação à temática que se refere à necessidade, seria possível sustentar que a noção estruturalista de lei fundamental é neutra com respeito à disputa em torno da natureza das leis — até onde sabemos, isto não tem sido tratado na literatura estruturalista, mas diremos alguma coisa a esse respeito mais adiante — e, assim, compatível com diferentes maneiras de analisar os conceitos de acidentalidade e de necessidade natural ou nômica. Em particular, a noção estruturalista é compatível— na linha apontada anteriormente, de restringir nossa análise às leis científicas ou da ciência, e de acordo com as considerações de Kuhn introduzidas acima — com a seguinte posição: no que concerne à noção de *necessidade*, quando ela é utilizada não é para atribuir *necessidade natural*, mas, no máximo — seguindo também a van Fraassen e a Swartz — *necessidade dos modelos* determinados pelas leis fundamentais. Nesse sentido, as leis fundamentais das respectivas teorias biológicas devem ser consideradas como *necessárias em seu âmbito*

de aplicação, mesmo quando fora desse âmbito — que inclui (a conceitualização de) os processos que deram origem aos sistemas empíricos que o formam — não deva ser assim.

O aspecto anterior está em estreita relação com o caráter não empírico ou *a priori* que possuem (pelo menos algumas) das leis da biologia de acordo com as análises apresentadas na seção 3.3.2.2. Segundo nosso entendimento, este caráter poderia ser melhor concebido como “quasi-vácuo” ou “empiricamente irrestrito” no sentido anteriormente assinalado, em vez de “não empírico”, suas leis fundamentais compartilhando, assim, essa característica com leis fundamentais de outras disciplinas científicas, tais como a física. Desse modo, consideramos que, em caso de se querer continuar utilizando uma terminologia de longa tradição na filosofia, é mais adequado concebê-las como enunciados “sintéticos *a priori*”, mas com o *a priori* relativizado às teorias para as quais as leis em questão são fundamentais — sendo assim, como vimos, constitutivas dessas teorias, de seus conceitos *T*-teóricos e de (certas) práticas associadas a elas; assim como, talvez, conceber tais leis como regulativas com respeito a essas práticas —, em vez de como enunciados “analíticos” ou “*a priori*”, entendidos como opostos a empíricos. O caráter de “não empíricas” ou “*a priori*” que acreditam perceber os autores mencionados parece dever-se ao fato de que as consideram independentemente de seu aspecto aplicativo, i.e., independentemente de uma avaliação sobre sua adequação empírica aos sistemas aos quais se pretende aplicá-las, supondo, então, que caso sejam satisfeitas as condições ou restrições que estabelecem, irão cumprir-se em toda uma série de sistemas as relações que elas formulam, mas sem determinar ainda em qual sistema empírico particular são efetivamente satisfeitas. Em outras palavras, na “teoria” ou no “modelo (matemático)” estabelecido “funcionam” bem, são “verdadeiras”; “somente” resta saber se (alguma parcela de) o “mundo” (e qual) se comporta de acordo com elas, i.e. se (e onde) elas se aplicam com êxito. Além disso, nem todas as leis indicadas por esses autores podem ser vistas como as leis fundamentais das correspondentes teorias nas quais aparecem. Aquelas que não são leis fundamentais (como estaríamos dispostos a afirmar a respeito da lei de Hardy-Weinberg, seguindo VAN FRAASSEN, 1987, p. 110), deveriam ser consideradas como leis especiais e, assim, não como “quase-vácuas” ou “empiricamente irrestritas” nem como “sintéticas *a priori*”. Mais ainda, na seção seguinte aprofundaremos o exame do exemplo mencionado que, por outro lado, exige que se tenha claramente identificado a teoria na qual ocorre a lei de Hardy-Weinberg. Assim, veremos como a *lei de concordância populacional*, explicitada na reconstrução da *genética clássica de populações*, ajusta-se à noção de lei fundamental discutida na seção anterior, e como a lei de Hardy-Weinberg pode ser obtida de uma especialização daquela.

Para concluir esta seção, gostaríamos de retomar brevemente a problemática da *natureza das leis*. Como havíamos mencionado, nenhuma das principais alternativas contemporâneas sobre esta problemática carece de objeções e dificuldades, e atualmente ainda se discute sobre elas. Contudo, se também quiséssemos localizar nessas análi-

ses a *elucidação estruturalista do conceito de lei científica fundamental*, diríamos que essa proposta, *pelo menos do modo em que aqui foi caracterizada*, pareceria advogar um tipo de *regularidade humeana*, que apela para *elementos epistêmicos, pragmáticos e/ou contextuais*. Segundo vimos, de acordo com esta elucidação poderíamos dizer que determinados enunciados constituem certo tipo de regularidade, se, sendo aceitos pela comunidade científica respectiva, além de possuírem determinadas características desempenham determinado papel no marco ou contexto de alguma teoria científica; i.e., se, sendo aceitos por certa comunidade científica, possuem caráter sinóptico, valem em todas as aplicações intencionais, têm caráter quase-vácuo e cumprem um papel sistematizador — tudo isso sem recorrer a uma suposta necessidade na natureza, mas pressupondo, isto sim, necessidade nos modelos determinados por esses enunciados.

Como assinalamos anteriormente (seção 3.2), a noção estruturalista de lei fundamental é neutra, bem como a concepção estruturalista das teorias em geral, a respeito da disputa filosófica em torno da natureza das leis, e o estruturalismo metateórico *como tal* somente se compromete com um tipo de teses filosóficas substantivas — a saber, aquelas gerais relativas à estrutura e natureza das teorias científicas, mas não necessariamente com outras. Portanto, é perfeitamente compatível abraçar o estruturalismo metateórico e aceitar a elucidação apresentada do conceito de lei científica fundamental e tentar argumentar, de maneira independente, a favor de *regularidades não humeanas* ou *realistas* ou, inclusive, de um *universalismo* de qualquer tipo; ou ainda, tentar propor um tratamento filosófico das *leis naturais* ou da *natureza* e não apenas das leis científicas ou da ciência. Mas, é claro, o estruturalismo também é compatível com as regularidades de corte humeano mencionadas acima.

6 Leis e teorias em biologia: o caso da genética clássica de populações

Aqui discutiremos a problemática das teorias e das leis em biologia no marco da concepção estruturalista das teorias científicas e da sua noção de lei fundamental, sob a luz de uma proposta de análise da genética clássica de populações e de sua lei fundamental (LORENZANO 2008b, 2014).¹⁴ Há várias razões para a escolha deste caso. Uma delas é que diversos autores tentaram reconstruir essa teoria, seja a partir de alguma variante informal da concepção clássica (RUSE, 1973) ou a partir de alguma das versões da concepção semântica (THOMPSON, 1983, 1989, 2007; LLOYD, 1984, 1988). Outra razão é que tem sido sustentada a centralidade dessa teoria no âmbito da biologia, seja

¹⁴Para uma análise da teoria genética clássica, mas não de populações, ver Lorenzano (1995, 1997, 2000, 2002), Balzer & Lorenzano (2000), e para uma análise similar à realizada aqui das leis dessa teoria, com a identificação de sua lei fundamental e obtenção das chamadas “leis de Mendel” como especializações dessa lei, ver Lorenzano (2006a, 2007a, 2007b, 2008a). Para uma análise da lei fundamental da teoria da evolução por seleção natural de Darwin, o chamado “princípio de seleção natural”, de acordo com a aqui realizada, ver Ginnobili (2007a, 2007b, 2015) e Díez & Lorenzano (2013, 2015, 2017).

porque constitui o núcleo da teoria da evolução, ou porque foi incorporada a ela, ou mantém certa relação essencial com ela, pelo menos a partir do desenvolvimento da denominada “síntese” (HUXLEY, 1942) entre a teoria da evolução por seleção natural e a genética clássica, que ocorreu nas décadas de 1930 e 1940. Sua análise torna-se, assim, necessária para a compreensão da teoria da evolução. Finalmente, uma de suas leis, a lei ou princípio de Hardy-Weinberg, é uma das que são trazidas ao debate quando se discute a existência de leis em biologia, sendo, inclusive, para alguns, a lei fundamental da genética (clássica) de populações (ver seção 3.3.2.2.).

6.1 A genética clássica de populações e sua lei fundamental

A genética de populações geralmente é caracterizada como o estudo da origem e da dinâmica da variação genética dentro das populações ou, de modo equivalente, como o estudo da mudança na composição (ou na estrutura) genética das populações, de geração em geração, ao longo do tempo. Por meio do cruzamento dos indivíduos de uma população e da ulterior produção da seguinte geração, a composição genética da população da qual eles são membros pode ser afetada. Muitos fatores podem afetar a transmissão e a mudança na estrutura genética de uma população. Essas mudanças constituem a “evolução” de uma população. Na literatura, geralmente, são mencionados quatro fatores evolutivos, ou forças evolutivas (as “causas” das mudanças): a migração, a mutação, a seleção e a deriva gênica. Por outro lado, os indivíduos de uma população possuem certos traços ou características que permitem identificar essa população e que, pelo cruzamento dos seus indivíduos, distribuem-se na seguinte geração de certa maneira — dada sob a forma de razões numéricas ou frequências relativas. Essas razões numéricas ou frequências relativas na distribuição dessas características nas sucessivas gerações constituem, basicamente, aquilo que nos permite contrastar a genética (clássica) de populações (ou seja, constituem sua “base (empírica) de contrastação”), ao mesmo tempo que, dito de outro modo, permitem expressar aqueles fenômenos empíricos dos quais a teoria pretende dar conta ou explicar. Finalmente, supõe-se certo tipo de relação — que denominaremos “determinação” — entre a composição genética dos indivíduos das populações e suas características — relação de “determinação” que poderia chegar a depender não apenas da composição genética, mas também do ambiente no qual os indivíduos da população se desenvolvem.¹⁵

A lei fundamental da genética clássica de populações determina o modo de dar conta das distribuições dos traços ou características nas gerações sucessivas. Ela estabelece que, dadas:

- (i) certas populações — que se cruzam e deixam descendência (gerações seguintes);

¹⁵Caso considere conveniente levar em conta o ambiente, este poderia ser incorporado, sem dificuldades, na análise aqui apresentada.

- (ii) certas relações entre genes (genótipos) e características (fenótipos nos quais se expressam genes com distintos graus de dominância ou epistasia); e
- (iii) dados certos fatores evolutivos,

tem lugar na descendência uma concordância (seja ela exata ou aproximada)¹⁶ entre as distribuições (frequências relativas) de características (fenótipos) e as distribuições dos genes (genótipos) postuladas teoricamente (probabilidades esperadas ou teóricas). Esta lei, que por analogia com o nome já utilizado para a lei fundamental da genética clássica (mas não de populações) denominaremos “lei de concordância populacional”, embora não formulada explicitamente na literatura genética, subjaz de maneira implícita nas formulações habituais desta teoria, sistematizando-a, dotando de sentido a prática dos geneticistas populacionais e unificando os diversos modelos heterogêneos sob uma e a mesma teoria.

Podemos ver facilmente que na lei de concordância populacional proposta é possível identificar os elementos presentes nas leis fundamentais, que foram assinalados na seção 5.

Em primeiro lugar, a lei de concordância populacional distingue-se como uma lei *sinóptica*, ao conectar de um modo inseparável os termos mais importantes da genética clássica de populações em uma “grande” fórmula. Aí figuram tanto os termos próprios ou distintivos da genética, os *genético-teóricos* — os conjuntos dos fatores ou genes (genótipo), o conjunto de fatores evolutivos, as distribuições de probabilidade dos genes na descendência e as relações postuladas entre os genes e as características — como os que não lhe são próprios, os *genético-não-teóricos*, mais acessíveis empírica ou independentemente — os indivíduos (progenitores e descendentes) e populações (progenitoras e descendentes), o conjunto das características, a atribuição de características aos indivíduos e às populações, e de descendentes aos progenitores, bem como as frequências relativas das características observadas na descendência.

Por outro lado, a lei de concordância populacional sendo *altamente esquemática e geral*, e possuindo *tão pouco conteúdo empírico, é irrefutável* (tem um caráter quase-vácuo). Então, se a frequência relativa das características for determinada empiricamente e a distribuição dos genes for postulada hipoteticamente, checar que os coeficientes na distribuição de características e de genes na descendência são (aproximadamente) iguais, sem introduzir restrições adicionais de nenhum tipo, consiste em uma tarefa “de lápis e papel” e não envolve nenhum tipo de trabalho empírico. Contudo, como ocorre com toda lei fundamental, apesar de ser ela mesma irrefutável, fornece um marco conceitual dentro do qual é possível formular leis especiais, cada vez mais específicas (e de âmbito de

¹⁶Há concordância *idealmente* exata no caso em que não se considerem as aproximações que a genética clássica de populações contém, assim como praticamente todas as teorias empíricas; ou há concordância somente *aproximada*, de forma tal que, de acordo com algum procedimento estatístico — que estabeleça, por exemplo, que não ultrapassem uma ϵ dada as distâncias entre os coeficientes que representam uma distribuição teórica e os das frequências relativas.

aplicação mais limitado) até chegar às “terminais”, cujas asserções empíricas associadas podem ser vistas como hipóteses particulares contrastáveis e, eventualmente, refutáveis.

Além disso, poderíamos afirmar que essa lei foi *aceita* implicitamente *como válida em todas as aplicações da teoria* pela comunidade de geneticistas de populações, que a adotaram como pano de fundo geral para corrigir as hipóteses teóricas propostas, e realizar análises particulares das diferentes distribuições de características encontradas, obtendo, assim, um *guia para a pesquisa e o tratamento específico* dessas diversas situações empíricas (caráter “sistematizador”).

A presença de todos esses elementos na lei de concordância populacional justifica, então, que essa, como toda lei fundamental, seja considerada como “*sintética a priori*”, no sentido *relativizado, constitutivo e regulativo* examinado acima: *relativizado* com respeito à genética clássica de populações; *constitutivo* da teoria em questão, assim como também de seus conceitos *genético clássico de população*-teóricos e de certas práticas associadas a essa teoria; e *regulativo*, mais uma vez, com respeito a essas práticas.

O papel primário da lei de concordância populacional foi o de guiar o processo de especialização, determinando os modos nos quais ela deve ser especificada para obter leis especiais. De acordo com ela, para contrastar as hipóteses teóricas avançadas e dar conta das distribuições das características parentais na descendência é preciso especificar: a) o número de pares de genes envolvidos; b) o modo no qual os genes se relacionam com as características — tendo dominância completa ou incompleta, co-dominância ou epistasia, dependendo do caso; c) o número de fatores evolutivos que precisam ser considerados; d) a natureza dos fatores evolutivos que devem ser considerados (se migração, mutação, seleção e/ou deriva gênica); e e) a forma em que se distribuem os genótipos parentais na descendência (ou seja, o modo com que muda a composição genética das populações parentais).

As diversas possibilidades de especialização podem ser realizadas parcial ou totalmente, de maneira isolada ou conjuntamente. Cada especificação estabelecerá condições que, frente a certas situações ou sistemas particulares considerados, poderiam ser qualificadas como “mais realistas”.

A geralmente chamada “lei de Hardy-Weinberg” é um exemplo de especificação. Em sua formulação padrão estabelece que, se for considerado um único gene com somente dois alelos, A e a , é possível demonstrar matematicamente que as frequências, ou proporções relativas, dos alelos A e a na população não mudarão de uma geração para outra, após a segunda geração (ou, o que vem a ser o mesmo, que o reservatório gênico estará em um estado estacionário — em equilíbrio — com respeito a esses alelos), quando se cumprem certas condições.¹⁷

¹⁷Essas condições são as seguintes: 1) que os organismos da população sejam diplóides; 2) que a reprodução seja sexual; 3) que as gerações não se superponham, i.e., que os indivíduos que pertençam a diferentes gerações não se cruzem ou acasalem; 4) que o cruzamento ou acasalamento entre indivíduos seja ao acaso, ou seja, aleatório; 5) que o tamanho da população seja muito grande (pelo menos suficientemente grande para que se apliquem as leis da probabilidade); 6) que a migração seja insignificante; 7)

De fato, é possível mostrar que, partindo da lei de concordância populacional, podemos obter a lei de Hardy-Weinberg se são feitas especificações adequadas do tipo a), c), d) e e). Assim, sua “dedução” somente ocorre se é acrescentada uma série de pressupostos (premissas) adicionais. Além disso, nessa “dedução”, não são feitas todas as especificações; em particular, não especifica de que modo os fatores se vinculam com as características, razão pela qual, apesar de ser uma especialização, a lei de Hardy-Weinberg não pode ser considerada uma “especialização terminal”. Mais do que isso, nessa lei não encontramos nenhuma das condições necessárias, ou “sintomas”, assinaladas na seção 5 (ou seja: ter caráter sinóptico, validade em todas as aplicações intencionais da teoria, caráter quase-vácuo e papel sistematizador). Desse modo, está claro que a lei de Hardy-Weinberg não deveria ser considerada como a lei fundamental da genética clássica de populações.

Referências bibliográficas

ABREU, C.; LORENZANO, P.; MOULINES, C.U. Bibliography of Structuralism III (1995-2012, and Additions). *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 3, n. 2, p. 1-36, Abr. 2013.

ALLÉN, S. (Ed.). Possible worlds in humanities, arts, and sciences. In: NOBEL SYMPOSIUM, 65., 1986, Berlin. *Proceedings...* Berlin: Nobel Symposium, 1989.

ARIZA, Y.; LORENZANO, P.; ADÚRIZ-BRAVO, A. Meta-Theoretical Contributions to the Constitution of a Model-Based Didactics of Science. *Science & Education*, v. 25, n. 7-8, p. 747-773, Oct. 2016.

ARMSTRONG, D. M. *What is a Law of Nature?* Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

AYER, A. J. What Is a Law of Nature? *Revue Internationale de Philosophie*, v. 36, p. 144-165, 1956. Reimpresso em Ayer (1963), p. 209-234. Tradução espanhola: “¿Qué es una ley de la naturaleza?”, em Ayer (1966), p. 255-85.

AYER, A. J. *The Concept of a Person*. New York: St. Martin's Press, 1963. Tradução espanhola AYER, A. J. *El concepto de persona*. Barcelona: Seix Barral, 1966.

BALZER, W.; LORENZANO, P. The Logical Structure of Classical Genetics. *Journal for General Philosophy of Science*, v. 31, n. 2, p. 243-266, Dec. 2000.

BALZER, W.; MOULINES, C. U.; SNEED, J. D. *An architectonic for science: the structuralist program*. Dordrecht: D. Reidel, 1987. Tradução espanhola BALZER, W.; MOULINES, que a mutação possa ser ignorada; e 8) que a seleção natural não afete os alelos em questão.

C. U.; SNEED, J. D. *Una arquitectura para la ciencia: el programa estructuralista*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, no prelo.

BALZER, W.; SNEED, J. D.; MOULINES, C. U. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000.

BEATTY, J. What's wrong with the received view of evolutionary theory? In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1980 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1981. p. 397-426. v. 2.

BEATTY, J. On behalf of the semantic view. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 1, p. 17-23, Jan. 1987.

BEATTY, J. The evolutionary contingency thesis. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. p. 45-81.

BEATTY, J. Why Do Biologists Argue Like They Do? *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S432-S443, Dec. 1997.

BOVENS, L.; HOEFER, C.; HARTMANN, S. (Ed.). *Nancy cartwright's philosophy of science*. New York: Routledge, 2008.

BRANDON, R. N. Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, v. 9, n. 3, p. 181-206, Sept. 1978.

BRANDON, R. N. Does biology have laws? The experimental evidence. *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S444-S457, Dec. 1997.

CARNAP, R. On the application of inductive logic. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 8, n. 1, p. 133-148, 1947.

CARNAP, R. The methodological character of theoretical concepts. In: FEIGL, H.; SCRIVEN, M. *The foundations of science and the concepts of psychology and psychoanalysis*. Minneapolis: University of Minnesota Press, c1956. p. 38-76. (Minnesota studies in the philosophy of science, v. 1). Tradução espanhola: "El carácter metodológico de los términos teóricos", em FEIGL; SCRIVEN (1967), p.53-93; em ROLLERI (1986), p.69-111; e em OLIVÉ; PÉREZ RANSANZ (1989), p.70-115.

CARNAP, R. *Introduction to symbolic logic and its applications*. New York: Dover, 1958.

CARNAP, R. *Philosophical foundations of physics: an introduction to the philosophy of science*. New York: Basic Books, 1966. Tradução espanhola CARNAP, R. *Fundamentación lógica de la física*. Buenos Aires: Sudamericana, 1969.

CARNAP, R.; HAHN, H.; NEURATH, O. *Wissenschaftliche Weltauffassung: der Wiener Kreis*. Wien: Artur Wolf Verlag, 1929. Tradução espanhola CARNAP, R.; HAHN, H.; NEURATH, O.; CARNAP, R. La concepción científica del mundo: el Círculo de Viena. *Redes*, v. 9, n. 18, p. 103-149, 2002.

CARRIER, M. Evolutionary change and lawlikeness: beauty on biological generalizations. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. p. 83-97.

CARTWRIGHT, N. *How the laws of physics lie*. Oxford: Clarendon Press, 1983.

CARTWRIGHT, N. (2005), "No God; No Laws", em SINDONI; MORIGGI (2005), p.183-190.

CARTWRIGHT, N. (2008), "Reply to Ulrich Gähde", em BOVENS, HOEFER; HARTMANN (2008), p.65-66.

CASSIRER, E. *Substanzbegriff und Funktionsbegriff: Untersuchungen über die Grundfragen der Erkenntniskritik*. Berlin: Bruno Cassirer, 1910.

CHISHOLM, R. M. The contrary-to-fact conditional. *Mind: a quarterly review of psychology and philosophy*, v. 55, n. 220, p. 289-307, 1946.

CONANT, J. e J. HAUGELAND (eds.)(2000), *The Road Since Structure: Philosophical Essays, 1970-1993, with An Autobiographical Interview*, Chicago: The University of Chicago Press. Tradução espanhola: CONANT, J. e J. HAUGELAND (eds.)(2002), *El camino desde la estructura. Ensayos filosóficos 1970-1993, con una entrevista autobiográfica*, Barcelona: Paidós.

DIEDERICH, W.; IBARRA, A.; MORMANN, T. Bibliography of structuralism. *Erkenntnis*, v. 30, n. 3, p. 387-407, May 1989.

DIEDERICH, W.; IBARRA, A.; MORMANN, T. Bibliography of structuralism II (1989-1994 and additions). *Erkenntnis*, v. 41, n. 3, p. 403-418, Nov. 1994.

DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. La concepción estructuralista en el contexto de la filosofía de la ciencia del siglo XX. In: DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Coord.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes, 2002a. p. 13-78.

DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Coord.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes, 2002b.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. Who Got What Wrong? Sober and F&PP on Darwin: Guiding Principles and Explanatory Models in Natural Selection. *Erkenntnis*, v. 78, n. 5, p. 1143-1175, Oct. 2013.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. Are Natural Selection Explanatory Models A Priori? *Biology & Philosophy*, v. 30, n. 6, p. 787-809, Nov. 2015.

DÍEZ, J.; LORENZANO, P. ¿Son a priori los modelos explicativos de la selección natural? *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 8, n. 1, p. 31-42, Oct. 2017.

DRETSKE, F. I. Laws of nature. *Philosophy of Science*, v. 44, n. 2, p. 248-268, Jun. 1977.

ELGIN, M. Biology and a priori laws. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 5, p. 1380-1389, Dec. 2003.

ERNST, G.; NIEBERGALL, K-G. *Philosophie der Wissenschaft: Wissenschaft der Philosophie*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006. Festschrift für C.Ulises Moulines zum 60. Geburtstag.

FAGOT-LARGEAULT, A.; RAHMAN, S.; TORRES, J. M. (Ed.). *The influence of genetics on contemporary thinking*. Dordrecht: Springer, 2007.

FRIEDMAN, M. Remarks on the history of science and the history of philosophy. In: HORWICH, P. (Ed.). *World changes: Thomas Kuhn and the nature of science*. Cambridge: MIT Press, 1993. p. 37-54.

FRIEDMAN, M. Geometry, convention, and the relativized a priori: Reichenbach, Schlick, and Carnap. In: SALMON, W; WOLTERS, G. (Ed.). *Logic, language, and the structure of scientific theories*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1994. p. 21-334.

FRIEDMAN, M. Philosophical naturalism. *Proceedings and Adresses of American Philosophical Association*, v. 71, n. 2, p. 7-21, 1997.

FRIEDMAN, M. Transcendental philosophy and a priori knowledge: a neo-Kantian perspective. In: BOGHOSSIAN, P.; PEACOCKE, C. *New essays on the a priori*. Oxford: Oxford University Press, 2000. p. 367-383.

FRIEDMAN, M. Kant, Kuhn, and the rationality of science. *Philosophy of Science*, v. 69, n. 2, p. 171-190, Jun. 2002.

FRIEDMAN, M. Carnap and the evolution of the a priori. In: AWODEY, S.; CARSTEIN, K. *Carnap brought home: the view from Jena*. Illinois: Carus, 2004. p. 101-116.

GIERE, R. N. The skeptical perspective: science without laws of nature. In: WEINERT, F. *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995. p. 120-138.

GINNOBILI, S. Darwinismo universal de dominio de aplicación restringido. In: MARTINS, L. A. P. et al. (Org.). *Filosofia e história da biologia*. São Paulo: Fundo Mackenzie de Pesquisa, 2007a. p. 427-443. v. 2. Seleção de Trabalhos do V Encontro de Filosofia e História da Biologia.

GINNOBILI, S. Hay lo que queda: sobre la presunta tautologicità de la selección natural. *Análisis Filosófico*, v. 27, n. 1, p. 75-89, mayo 2007b.

GINNOBILI, S. La ley fundamental de la teoría darwiniana de la selección natural. *Metatheoria. Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia/Journal of Philosophy and History of Science/Revista de Filosofia e História da Ciência*, v. 6, n. 1, Oct. 2015.

GONZÁLEZ FERNAN, W. J. (Coord.). *Análisis de Thomas Kuhn: las revoluciones científicas*. Madrid: Trotta, 2004.

GOODMAN, N. The problem of counterfactual conditionals. *Journal of Philosophy*, v. 44, n. 5, p. 113-128, Feb. 1947. Tradução espanhola GOODMAN, N. Los condicionales contrafácticos. *Cuadernos de Epistemología*, v. 12, 1965.

GOODMAN, N. *Fact, fiction, and forecast*. 4th ed. Cambridge: Harvard University Press, 1983.

HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. Studies in the logic of explanation. *Philosophy of Science*, v. 15, n. 2, p. 135-175, Apr. 1948. Reimpresso em HEMPEL (1965). p. 245-290. Tradução espanhola HEMPEL, C. G.; OPPENHEIM, P. La lógica de la explicación. In: HEMPEL, C. G. *La explicación científica: estudios sobre la filosofía de la ciência*. Buenos Aires: Paidós, 1979. p. 247-294.

HEMPEL, C. G. *Aspects of scientific explanation, and other essays in the philosophy of science*. New York: Free Press, 1965. Tradução espanhola HEMPEL, C. G. *La explicación científica: estudios sobre la filosofía de la ciência*. Buenos Aires: Paidós, 1979.

HENKIN, L.; SUPPES, P.; TARSKI, A. (Ed.). *The axiomatic method*. Amsterdam: North-Holland, 1959.

HORWICH, P. (Ed.). *World Changes: Thomas Kuhn and the nature of science* Cambridge: MIT Press, 1993.

HUME, D. *A treatise of human nature*. Cheapside: John Noon, 1739-1740. 3 v.

HUME, D. *An enquiry concerning human understanding*. London: A. Millar, 1748.

HUXLEY, J. *Evolution, the modern synthesis*. London: G. Allen & Unwin, 1942. Tradução espanhola HUXLEY, J. *La evolución: síntesis moderna*. Buenos Aires: Losada, 1946.

JOSEPH, G. The many sciences and the one world. *The Journal of Philosophy*, v. 77, n. 12, p. 773-791, Dec. 1980.

KANT, I. *Kritik der reinen Vernunft*. Darmstadt: WBG, 1983. Publicado originalmente em 1781.

KITCHER, P.; SALMON, W. C. (Ed.). *Scientific Explanation*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1989. (Minnesota studies in the philosophy of science; v. 13).

KROHS, U. *Eine Theorie biologischer Theorien: status und gehalt von funktionsaussagen und informationstheoretischen modellen*. Berlin: Springer, 2004.

KROHS, U. Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen. In: KROHS, U.; TOEPFER, G. (Ed.). *Philosophie der Biologie: eine einführung*. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 2005. p. 304-321.

KROHS, U.; TOEPFER, G. *Philosophie der Biologie: eine einführung*. Frankfurt am Main: Suhrkamp, 2005

KUHN, T. S. *The structure of scientific revolutions*. 2.ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970. Tradução espanhola KUHN, T. S. *La estructura de las revoluciones científicas*. México: Fondo de Cultura Económica, 1971.

KUHN, T. S. Second thoughts on paradigms. In: SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. p. 459-482. Tradução espanhola: "Segundas reflexiones acerca de los paradigmas", em Suppe (1979), p.509-533; *Segundos pensamientos sobre paradigmas*, Madrid: Tecnos, 1978; e "Algo más sobre paradigmas", em Kuhn (1977), p.317-343.

KUHN, T.S. (1974b), "Discussion [on Second Thoughts on Paradigms, and other papers of the conference]", em Suppe (1974c), p.295-297, 369-370, 373, 409-412, 454-455, 500-517 *passim*. Tradução espanhola: "Discusión sobre Segundas reflexiones acerca de los paradigmas y otros artículos del simposio", em Suppe (1979), p.336-337, 414-415, 419, 458-462, 503-505, 551-569 *passim*.

KUHN, T. S. Theory change as structure-change: comments on the sneed formalism. *Erkenntnis*, v. 10, n. 2, p. 179-199, Jul. 1976. Tradução espanhola KUHN, T. S. El cambio de teoría como cambio de estructura: comentarios sobre el formalismo de Sneed. *Teorema*, v. 7, n. 2, p. 141-166, 1977; em ROLLERI, 1986. p. 251-274; em CONANT; HAUGELANG, 2002, P.211-232.

KUHN, T. S. *The essential tension: selected studies in scientific tradition and change*. Chicago: University of Chicago Press, 1977. Tradução espanhola KUHN, T. S. *La tensión esencial: estudios selectos sobre la tradición y el cambio en el ámbito de la ciência*. México: Fondo de Cultura Económica, 1982.

KUHN, T.S. Commensurability, comparability, communicability. In: ASQUITH, P. D.; NICKLES, T. (Ed.). *Proceedings of the 1982 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1983a. p. 669-688. v. 2. Tradução espanhola em KUHN, 1989b, p.95-135; e em CONANT; HAUGELAND, 2002, p.47-75.

KUHN, T. S. Rationality and theory choice. *The Journal of Philosophy*, v. 80, p. 563-570, 1983b. Tradução espanhola em CONANT; HAUGELAND, 2002, p.247-255.

KUHN, T. S. Possible worlds in history of science. In: Allén, S. (Ed.). *Possible worlds in humanities, arts, and sciences: proceedings of Nobel Symposium 65*. Berlin: W. de Gruyter, 1989a. p. 9-32. Tradução espanhola em CONANT; HAUGELAND, 2002. p.77-112.

KUHN, T. S. *¿Qué son las revoluciones científicas? y otros ensayos*. Barcelona: Paidós, 1989b.

KUHN, T. S. Dubbing and redubbing: the vulnerability of rigid designation. In: SAVAGE, C. W. *Scientific theories*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1990. p. 298-318. Tradução espanhola KUHN, T. S. Doblaje y redoblaje: la vulnerabilidad de la designación rígida. In: Gonzalez, W. J. (Ed). *Análisis de Thomas Kuhn: las revoluciones científicas*. Madrid: Trotta, 2004. p.105-133.

KUHN, T. S. *The road since structure: philosophical essays, 1970-1993, with an autobiographical interview*. Chicago: University of Chicago Press, 2000. Tradução espanhola KUHN, T. S. *El camino desde la estructura: ensayos filosóficos, 1970-1993, con una entrevista autobiográfica*. Barcelona: Paidós Ibérica, 2001.

KUHN, T. S. Afterwords. In: HORWICH, P. *World changes: Thomas Kuhn and the nature of science*. Cambridge: MIT Press, 1993. p. 311-341. Tradução espanhola Epílogo. In: CONANT, J.; HAUGELAND, J. (Eds.). *El camino desde la estructura*. Paidós: Barcelona, 2002. p. 267-299.

KYBURG, H. *Philosophy of science: a formal approach*. New York: Macmillan, 1968.

LEWIS, D. K. *Counterfactuals*. Cambridge: Harvard University Press, 1973.

LEWIS, D. New work for a theory of universals. *Australasian Journal of Philosophy*, v. 61, n. 4, p. 343-377, Dec. 1983.

LINDENMAYER, A.; SIMON, N. The Formal Structure of Genetics and the Reduction Problem. In: ASQUITH, P. D.; GIERE, R. N. (Ed.). *Proceedings of the 1980 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1980. p. 160-170. v. 1.

LLOYD, E. A. A semantic approach to the structure of population genetics. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 2, p. 242-264, Jun. 1984.

LLOYD, E. A. *The structure and confirmation of evolutionary theory*. New York: Greenwood Press, 1988.

LORENZANO, P. *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Frankfurt am Main: Peter Lang, 1995.

LORENZANO, P. Hacia una reconstrucción estructural de la genética clásica y de sus relaciones con el mendelismo. *Episteme: Filosofia e História das Ciências em Revista*, v. 3, n. 5, p. 89-117, 1997.

LORENZANO, P. Classical genetics and the theory-net of genetics. In: BALZER, W.; MOULINES, C. U.; SNEED, J. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000. p. 251-284.

LORENZANO, P. La teoría del gen y la red teórica de la genética. In: DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, 2002b. p. 285-330.

LORENZANO, P. Fundamental laws and laws of biology. In: ERNST, G.; NIEBERGALL, K. G. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006a. p. 129-55.

LORENZANO, P. Leyes fundamentales y leyes de la biología. *Scientiae Studia: Revista Latino-Americana de Filosofía e História da Ciência*, v. 5, n. 2, p. 185-214, abr./jun. 2007a.

LORENZANO, P. The influence of genetics on philosophy of science: classical genetics and the structuralist view of theories. In: FAGOT-LARGEAULT, A.; TORRES, J. M.; RAHMAN, S. (Ed.). *The influence of genetics on contemporary thinking*. Dordrecht: Springer, 2007b. p. 99-115.

LORENZANO, P. Lo a priori constitutivo y las leyes (y teorías) científicas. *Revista de Filosofía*, v. 33, n. 2, p. 21-48, 2008a.

LORENZANO, P. Bas van Fraassen y la ley de Hardy-Weinberg: una discusión y desarrollo de su diagnóstico. *Principia*, v. 12, n. 2, p. 121-154, 2008b.

LORENZANO, P. The Semantic Conception and the Structuralist View of Theories: A Critique of Suppe's Criticisms. *Studies in History and Philosophy of Science*, v. 44, n. 4, p. 600-607, Dec. 2013.

LORENZANO, P. Kenneth Schaffner, las teorías de alcance intermedio y la concepción estructuralista de las teorías. In: PERIS-VIÑÉ, L.M. (Ed.). *Filosofía de la Ciencia en Iberoamérica: Metateoría estructural*. Madrid: Tecnos, 2012, pp. 318-346.

LORENZANO, P. What is the Status of the Hardy-Weinberg Law within Population Genetics? In: GALAVOTTI, M.C.; NEMETH, E.; STADLER, F. (Eds.). *European Philosophy of Science – Philosophy of Science in Europe and the Viennese Heritage, Vienna Circle Institute Yearbook*, v. 17. Dordrecht: Springer, 2014. p. 159-172.

LORENZANO, P. Principios-guía y leyes fundamentales en la metateoría estructuralista. *Cuadernos del Sur*, v. 43-44, p. 35-74, 2014-2015.

MACKIE, J. L. The Direction of Causation. *Philosophical Review*, v. 75, p. 441-466, 1966.

MARTINS, L. A. P. et al. (Ed.). *Filosofia e história da biologia*. São Paulo: Fundo Mackenzie de Pesquisa, 2007. v. 2.

GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. (Handbook of the Philosophy of Science).

MOSTERÍN, J. *Conceptos y teorías en la ciência*. 2. ed. Madrid: Alianza, 1987.

MOULINES, C. U. Cuantificadores existenciales y principios-guía en las teorías físicas. *Crítica: Revista Hispanoamericana de Filosofía*, v. 10, n. 29, p. 59-88, Aug. 1978.

MOULINES, C. U. *Exploraciones metacientíficas: estructura, desarrollo y contenido de la ciência*. Madrid: Alianza, 1982.

MOULINES, C. U. *Pluralidad y recursión: estudios epistemológicos*. Madrid: Alianza, 1991.

MUNSON, R. Is Biology a Provincial Science? *Philosophy of Science*, v. 42, n. 4, p. 428-447, Dec. 1975.

NAGEL, E. *The Structure of Science: problems in the logic of scientific explanation*. New York: Harcourt, Brace & World, 1961. Tradução espanhola NAGEL, E. *La estructura de la ciência: problemas de la lógica de la investigación científica*. Buenos Aires: Paidós, 1968.

NERSESSIAN, N. J. (Ed.). *The Process of Science: contemporary philosophical approaches to understanding scientific practice*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1987.

OLIVÉ, L.; PÉREZ RANSANZ, A. R. (Eds.). *Filosofía de la ciencia: teoría y observación*. México: Siglo XXI de España, 1989.

POPPER, K. R. *Logik der Forschung*. Wien: Julius Springer Verlag, 1935. Tradução espanhola POPPER, K. R. *La lógica investigación científica*. Madrid: Tecnos, 1962.

REDMAN, D. A. (Ed.). *Economic Methodology: a bibliography with references to works in the philosophy of science, 1860-1988*. New York: Greenwood Press, 1989.

REICHENBACH, H. *Relativitätstheorie und Erkenntnis A Priori*. Berlin: Springer, 1920.

REICHENBACH, H. *Elements of Symbolic Logic*. New York: Macmillan, 1947.

REISCH, G. A. *How the cold war transformed philosophy of science: to the icy slopes of logic*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. Tradução espanhola REISCH, G. A. *Cómo la guerra fría transformó la filosofía de la ciencia*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes, 2009.

RICHARDSON, A.W. Narrating the history of reason itself: Friedman, Kuhn, and a Constitutive a priori for the twenty-first century. *Perspectives on Science*, v. 10, n. 3, p. 253-274, 2002.

RIZZOTTI, M.; ZANARDO, A. Axiomatization of genetics 1: biological meaning. *Journal of Theoretical Biology*, v. 118, n. 1, p. 61-71, Jan. 1986.

RIZZOTTI, M.; ZANARDO, A. Axiomatization of genetics 2: formal development. *Journal of Theoretical Biology*, v. 118, n. 2, p. 145-152, Jan. 1986.

ROLLERI, J. L. (Ed.). *Estructura y desarrollo de las teorías científicas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1986.

ROSENBERG, A. *The Structure of Biological Science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.

RUSE, M. E. Are there Laws in Biology? *Australasian Journal of Philosophy*, v. 48, n. 2, p. 234-246, 1970.

RUSE, M. *The philosophy of biology*. London: Hutchinson, 1973. Tradução espanhola RUSE, M. *La filosofía de la biología*. Madrid: Alianza, 1979.

SALMON, W. C. *Four decades of scientific explanation*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1989.

SALMON, W; WOLTERS, G. (Ed.). *Logic, language, and the structure of scientific theories*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1994.

SAVAGE, C. W. (Ed.). *Scientific theories*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1990. (Minnesota Studies in the Philosophy of Science, v. 14).

SCHAFFNER, K. F. Theory structures in the biomedical sciences. *The Journal of Medicine and Philosophy*, v. 5, n. 1, p. 57-97, Mar. 1982.

SCHAFFNER, K. F. *Discovery and explanation in biology and medicine*. Chicago: University of Chicago Press, 1993.

SINDONI, E.; MORIGGI, S. (Ed.). *Dio, la natura e la legge: god and the laws of nature*. Milan: Angelicum-Mondo X, 2005.

SMART, J. J. C. Theory construction. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 11, n. 4, p. 457-473, 1951.

SMART, J. J. C. *Philosophy and Scientific Realism*. New York: Humanities Press, 1963.

SOBER, E. Fact, fiction and fitness: a reply to Rosenberg. *The Journal of Philosophy*, v. 82, n. 7, p. 372-385, 1984.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

SOBER, E. Two outbreaks of lawlessness in recent philosophy of biology. *Philosophy of Science*, v. 64, n. s1, p. S458-S467, Dec. 1997.

STEGMÜLLER, W. *Theorie und Erfahrung*. Berlin: Springer, 1970. Tradução espanhola STEGMÜLLER, W. *Teoría y experiencia*. Barcelona: Ariel, 1979.

STEGMÜLLER, W. *The structuralist view of theories: a possible analogue of the Bourbaki programme in physical science*. Berlin: Springer, 1979. Tradução espanhola STEGMÜLLER, W. *La concepción estructuralista de las teorías: un posible análogo para la ciencia física del programa de Bourbaki*. Madrid: Alianza Editorial, 1981.

STEGMÜLLER, W. *Erklärung–Begründung–Kausalität*. Berlin: Springer, 1983.

STEGMÜLLER, W. *Die Entwicklung des neuen Strukturalismus seit 1973*. Berlin: Springer, 1986.

SUÁREZ, M.; CARTWRIGHT, N. Theories: tools versus models. *Studies in History and Philosophy of Modern Physics*, v. 39, n. 1, p. 62-81, Jan. 2008.

SUPPE, F. The search for philosophic understanding of scientific theories. In: SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. p. 3-241. Tradução espanhola SUPPE, F. (Ed.). En busca de una comprensión filosófica de las teorías científicas. In: SUPPE, F. (Ed.). *La estructura de las teorías científicas*. Madrid: Editora Nacional, 1979. p. 15-277.

SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1974c. Tradução espanhola SUPPE, F. (Ed.). *La estructura de las teorías científicas*. Madrid: Editora Nacional, 1979.

- SUPPES, P. et al. *Logic, methodology and philosophy of science*. In: INTERNATIONAL CONGRESS FOR LOGIC, METHODOLOGY, AND PHILOSOPHY OF SCIENCE, 4., 1971, Bucharest. *Proceedings...* Amsterdam: North-Holland, 1973.
- SWARTZ, N. The neo-humean perspective: laws as regularities. In: WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995. p. 67-91.
- THOMPSON, P. The structure of evolutionary theory: a semantic approach. *Studies in History and Philosophy of Science*, v. 14, p. 215-229, 1983.
- THOMPSON, P. *The structure of biological theories*. New York: State University of New York Press, 1989.
- THOMPSON, P. Formalisations of evolutionary biology. In: GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. p. 485-523. (Handbook of the Philosophy of Science).
- TOOLEY, M. The nature of laws. *Canadian Journal of Philosophy*, v. 7, p. 667-698, 1997.
- VAN FRAASSEN, B. *Laws and Symmetry*. Oxford: Oxford University Press, 1989.
- VAN FRAASSEN, B. Armstrong, Cartwright, and Earman on laws and symmetry. *Philosophy and Phenomenological Research*, v. 53, n. 2, p. 431-444, 1993.
- WEINERT, F. Laws of nature-laws of science. In: WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995a. p. 3-64.
- WEINERT, F. (Ed.). *Laws of nature: essays on the philosophical, scientific and historical dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter, 1995b.
- WILLIAMS, M. B. Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. *Journal of Theoretical Biology*, v. 29, n. 3, p. 343-385, Dec. 1970.
- WOLTERS, G.; LENNOX, J. (Ed.). Concepts, theories and rationality in the biological sciences. In: PITTSBURGH-KONSTANZ COLLOQUIUM IN THE PHILOSOPHY OF SCIENCE, 2., 1993, Pittsburgh. *Proceedings...* Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995.
- WOODGER, J. H. *Biological principles: a critical study*. London: K. Paul, 1929.
- WOODGER, J. H. *The axiomatic method in biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1937.
- WOODGER, J. H. *The technique of theory construction*. Chicago: University of Chicago Press, 1939.

WOODGER, J. H. *Biology and language: an introduction to the methodology of the biological sciences, including medicine*. Cambridge: Cambridge University Press, 1952. Tradução espanhola WOODGER, J. H. *Biología y lenguaje*. Madrid: Tecnos, 1978.

WOODGER, J. H. Studies in the foundations of genetics. In: HENKIN, L.; SUPPES, P.; TARSKI, A. *The axiomatic method with special reference to geometry and physics*. Amsterdam: North-Holland, 1959. p. 408-428.

O PROBLEMA DA ESPÉCIE 150 ANOS DEPOIS DE A ORIGEM

Favio González

1 Introdução

O conceito de *espécie* gerou um dos debates fundamentais da história natural, da filosofia e da biologia. A busca por um conceito satisfatório tem seguido em paralelo com as escolas de sistemática (evolutiva, fenética e filogenética) e tem produzido, de maneira contínua nas últimas quatro décadas, numerosos artigos e mais de uma dezena de livros (SLOBODCHIKOFF, 1976; VRBA, 1985; OTTE; ENDLER, 1989; ERESHEFSKY, 1992a; CLARIDGE et al. 1997; HOWARD; BERLOCHER, 1998; WILSON, 1999; WHEELER; MEIER, 2000; COYNE; ORR, 2004; HEY et al. 2005; STAMOS, 2007). Apesar de não haver um consenso quanto aos atributos universais da *espécie*, ela é considerada por muitos como a unidade básica em evolução (cf. ERESHEFSKY, 1992a; não obstante, cf. RIEPPEL, 1994), em sistemática e em biodiversidade (CLARIDGE et al. 1997).

Como unidade em sistemática, a *espécie* é dual, uma vez que por um lado é *individualizável* por meio de características diagnósticas ou *propriedades essenciais*, que são diferentes dos traços ou *propriedades acidentais*, que variam de um indivíduo para outro e que, portanto, não fazem parte da essência da espécie. Por outro lado, é *relacionável* com espécies similares. Além disso, é a entidade taxonômica que marca o limite entre os processos microevolutivos, nos quais prevalecem as relações toco genéticas (i. e. entre indivíduos de uma mesma espécie) e os processos macroevolutivos, próprios das relações filogenéticas interespecíficas; portanto, a aplicação de um ou de outro conceito de espécie tem efeitos imediatos e profundos no estudo dos mecanismos de especiação.

É necessário distinguir *espécie-categoria*, para falar da faixa na hierarquia lineana à qual se refere a palavra espécie (ou seja, um agrupamento biológico abaixo do nível gênero e acima do nível subespécie); e *espécie-táxon*, para referir-se a cada entidade con-

creta definida nominalmente como espécie (ou seja, com um nome próprio; por exemplo. *Homo sapiens*). De modo similar, gênero, subtribo, tribo, subfamília, família etc., são categorias em uma hierarquia, enquanto *Homo*, *Hominina*, *Hominini*, *Homininae*, *Hominidae* etc... são os nomes próprios correspondentes. Ao longo da história da sistemática no século XX, a *espécie-categoria* é considerada, como qualquer outra categoria, artificial, enquanto cada *espécie-táxon* é “real”, à medida que se aproxima de um agrupamento observável na natureza, diferentemente de qualquer táxon supra-específico.

Também é necessário distinguir entre *conceito* e *definição* de espécie. Um conceito de espécie procura um conjunto de condições necessárias e suficientes supostamente satisfeitas pelos membros que a formam. Uma *definição* é o critério para a aplicação de um termo (GHISELIN, 1997), razão pela qual adquire um sentido concreto, uma vez que permite propor ou dizer algo, em nosso caso sobre unidades biológicas com um ou mais atributos morfológicos, genéticos, ecológicos ou históricos, entre outros; assim, são definidas as agamoespécies, as bioespécies, as cronoespécies, as espécies genéticas, as morfoespécies etc., que por si mesmas não são *conceitos*. Por exemplo, uma bioespécie é definida como um grupo de indivíduos ou populações potencial ou realmente capazes de gerarem uma descendência; uma cronoespécie é definida para aqueles indivíduos que viveram durante um período de tempo (horizonte geológico) determinado, não necessariamente originados como resultado de diferentes eventos de especiação (SILVESTER-BRADLEY, 1956; TURNER, 1995; SCHOCH, 1986; e MICHAUX, 1995, dentre outros). As morfoespécies, as cronoespécies ou as espécies taxonômicas são artificial ou incompletamente constituídas devido a que as diferenças temporais ou fenotípicas sobre as quais se baseiam não são suficientes para definir a espécie de maneira apropriada (VRBA, 1985; MAYR, 1996; STAMOS, 2007).

Este capítulo descreve cronologicamente o desenvolvimento do debate sobre o conceito de *espécie*, em torno das três perguntas fundamentais: são as espécies reais ou abstrações da mente humana? São as espécies indivíduos ou classes? É possível chegar a um conceito unificador de espécie?

2 O Conceito

2.1 Conceitos pré-evolutivos

Em geral, esses conceitos foram horizontais, ou seja atemporais, ahistóricos ou sincrônicos; predominava a intuição, geralmente baseada em características morfológicas externas e em compatibilidade reprodutiva, dois critérios presentes em muito diversas culturas tradicionais (BERLIN, 1992; ATRAN, 1999).

De acordo com Mahner & Bunge (1997), três escolas marcam a história do conceito de espécie na cultura ocidental: o idealismo ou tipologismo de Platão, o conceitualismo de Aristóteles e o nominalismo de Ockham. O idealismo sustenta que (a) todos os

membros de um táxon determinado compartilham certas propriedades essenciais — o *eidos*, ideia ou essência — que definem esse táxon; (b) a espécie é definida por meio de um arquétipo, ou seja, de uma idealização ou abstração extraída de todos os membros que compartilham essas propriedades essenciais; e (c) os membros de uma espécie são semelhantes ao arquétipo apenas de maneira imperfeita. O essencialismo — muitas vezes sinonimizado com idealismo — perdurou até a *Naturphilosophie* dos séculos XVIII e XIX, e implicava, ao mesmo tempo, imutabilidade no arquétipo e variabilidade — entendida como imperfeição — das *propriedades acidentais* dos organismos de uma espécie, uma vez que eles raras vezes são idênticos entre si. Não obstante, Amundson (2005) reconhece que as ideias pré-científicas de espécie foram, na verdade, dominadas pelo transformismo, e argumenta que o fixismo foi um descobrimento ocorrido no século XVIII e que nem o essencialismo nem a tipologia foram cruciais nos conceitos do fixismo das espécies ou nas classificações naturais.

O conceitualismo, segundo Mahner & Bunge (1997), sustenta que a espécie como hierarquia taxonômica é um *conceito*, embora *não arbitrário*, devido a que está representado pelas características que os organismos que formam a espécie possuem em comum, e que são efetivamente reais.

Finalmente, o nominalismo surge como uma reação ao idealismo e, com o tempo, adquire, segundo Mahner & Bunge (1997), duas formas: a *tradicional* (presente nas obras de Buffon, Lamarck e Darwin), que sustenta que existem somente organismos individuais e que as espécies são apenas convenções nominais que respondem a razões práticas; e a *contemporânea* (*neonomenclatura*), que advoga que as espécies são indivíduos concretos, reais, não apenas nomes ou conceitos (Sober, 1980, 1993), além de serem entidades históricas (GHISELIN, 1974, 1981; GRIFFITHS, 1974; HULL, 1976, 1978, 1980, 1988, 1989; WILEY, 1978, 1980, 1981, 1989; KLUGE, 1990, entre outros).

No século XVIII, filósofos como Locke já argumentavam contra a lógica aristotélica aplicada ao conceito de espécie e aceitavam que o reconhecimento e os limites de uma espécie são produto da abstração da mente humana. Entretanto, a definição de espécie teve uma elaboração importante durante o estabelecimento do nominalismo, na época de Lineu. Muitos nominalistas tradicionais eram criacionistas, e com isso eram eludidos pressupostos referentes à transmutação das espécies, que eram consideradas imutáveis. Para Lineu (1751), uma espécie possui um caráter *essencial*, o que é suficiente para distingui-la de suas congêneres. O pressuposto de que *a essência precede a existência* tem sido suficiente para catalogar Lineu como essencialista; não obstante, isso tem sido questionado por autores como Mayr (1982), que questiona o componente tipológico no Lineu tardio, a julgar pela exclusão da frase “*nullae species novae*” da edição de 1766 do *Systema Naturae* (MAYR, 1982) e pela *marginália* que Lineu fez em sua própria cópia de *Philosophia Botanica* sobre a famosa frase “*Natura non facit saltus*”. Também Müller-Wille (1998) argumenta que Lineu aceitou a variação interindividual — qualquer que fosse sua causa — e reconheceu a formulação das *leis de geração* como fatores de permanência

das espécies:

Há tantas espécies quanto há formas diferentes criadas pelo Ser Infinito no princípio, que, posteriormente, produziram mais formas, sempre semelhantes a elas próprias, segundo leis de geração atribuídas a elas, de forma que não se conhecem mais espécies do que as que surgiram inicialmente. Dessa forma, há tantas espécies quanto há formas ou estruturas diferentes que ocorrem atualmente — aquelas [formas ou estruturas] rejeitadas, que o caráter local ou as circunstâncias demonstram ser (variedades) não suficientemente distintas (Lineu, *Genera Plantarum*, 1737, citado por MÜLLER-WILLE, 1998, p. 116).

Ao longo de sua extensa obra, Buffon — contemporâneo e antagonista de Lineu — elaborou a definição de espécie. O primeiro enunciado de Buffon em relação à espécie (citado por FARBER, 1972, p. 260) faz referência à dificuldade de estabelecer limites das espécies devido ao caráter gradual de suas diferenças:

A natureza progride por gradações desconhecidas e, conseqüentemente, não se submete a nossas divisões absolutas ao passar por nuances imperceptíveis, de uma espécie a outra, e muitas vezes, de um gênero a outro. Inevitavelmente, há um grande número de espécies ambíguas e espécimes intermediários que não se sabe onde situar, que perturbam nossos sistemas gerais.

Existem elaborações posteriores do conceito de espécie na obra de Buffon:

Não é o número nem a coletividade de indivíduos semelhantes que faz a espécie; é a sucessão constante e a renovação ininterrupta desses indivíduos que a constitui. ... A espécie é, portanto, um mundo abstrato e geral, que descreve algo que existe somente considerando-se a Natureza na sucessão do tempo, bem como na constante destruição e na igualmente constante renovação de seres (citado e traduzido por ROGER, 1997, p. 314).

Farber detecta uma abordagem essencialista em Buffon, mas, em seguida, adverte que o essencialismo ali contido é apenas aparente, conforme é demonstrado na própria concepção que Buffon tinha de seu 'modelo':

Existe na natureza um protótipo geral em cada espécie, a partir do qual todos os indivíduos são moldados. Esses indivíduos, contudo, são alterados ou aperfeiçoados, dependendo das circunstâncias, no processo de realização. Em relação a certas características, portanto, há uma aparência regular na sucessão de indivíduos, ao mesmo tempo em que há uma constância impressionante na espécie considerada como um todo. O primeiro animal, o

primeiro cavalo, por exemplo, foi o modelo exterior e o molde interno a partir do qual todos os cavalos passados, presentes, futuros foram formados... Mas esse modelo, do qual só conhecemos cópias, poderia alterar ou se aperfeiçoar ao transmitir sua forma ou se multiplicar. (As espécies são) as únicas divisões a ser encontradas em nosso trabalho.... Cada espécie — cada sucessão de indivíduos capazes de se reproduzir entre si — será considerada como uma unidade e tratada separadamente... Assim, uma espécie é apenas uma sucessão constante de indivíduos semelhantes que podem reproduzir-se entre si (FARBER, 1972, p. 266-267).

As ideias aparentemente criacionistas-fixistas, no começo da obra de Buffon, deram um giro para a transmutação das espécies; em 1761, questionava-se não apenas como foram originalmente as espécies, mas quantas espécies teriam se 'aperfeiçoado' ou 'degenerado' devido a grandes eventos geológicos ou climáticos (cf. FARBER, 1972; ROGER, 1997). Enfim, o conceito de espécie em Buffon teve um forte impacto no âmbito intelectual da França em geral, e na biologia em particular (FARBER, 1972, p. 259). Em aberto antagonismo com o filósofo Locke (que considerava o reconhecimento e os limites das espécies uma abstração da mente humana), Buffon afasta-se do nominalismo ao incorporar, além da semelhança morfológica, experimentos de compatibilidade reprodutiva como critérios para reconhecer e delimitar as espécies.

Durante o século XIX, ocorre uma mudança fundamental no desenvolvimento do conceito de espécie, quando se começa a incorporar a dimensão histórica das linhagens. Para Lamarck, a dificuldade para definir espécies estava no pressuposto de que a natureza produz espécies diferenciáveis por características invariáveis, cuja existência é tão antiga quanto a própria natureza; portanto, as espécies não seriam reais (HULL, 1965). Entretanto, De Candolle (1813, p. 193) definia espécie como:

o conjunto de todos os indivíduos que se parecem mais entre si do que se parecem com outros; que podem por uma fecundação recíproca produzir indivíduos férteis; e que se reproduzem pela geração, de tal modo que se pode por analogia supô-los to dos originários de um único indivíduo.

Para von Baer (1828), a espécie é a agregação de indivíduos que estão unidos por ancestralidade em comum, esta última entendida como genealógica (ou seja, tocogenética, não filogenética: cf. LOVEJOY, 1959; MAYR, 1982). A mesma limitação pode ser observada na obra de Cuvier (1830), que descreve a espécie como formada por indivíduos que descendem de 'parentais' (*parentales*) em comum, todos semelhantes entre si.

Lyell (1830-1833) abordou de maneira extensa alguns dos fatores fundamentais para o conceito de espécie, discutiu as teorias lamarckianas e retomou a definição de Lamarck para defender a realidade das espécies. Lyell adotou, entretanto, uma abordagem essencialista e criacionista:

O termo *espécie*, observa Lamarck, tem sido aplicado a “todo o grupo de indivíduos semelhantes, produzidos por outros indivíduos como eles ...” Parece que as espécies têm uma existência real na natureza, e que cada uma foi dotada, no momento de sua criação, dos atributos e da organização pela qual agora é distinguida (LYELL, 1830-1833, p. 184).

O essencialismo-criacionismo de autores como Owen & Agassiz dominaram as décadas prévias à teoria da evolução. Para Owen (1837), cada espécie existe desde sua criação, e embora os indivíduos pereçam, a espécie permanece até que desapareçam os indivíduos reprodutivos, uma vez que o gênero não teria o poder de reproduzir a espécie, nem a família o poder de reproduzir o gênero. Por sua vez, Agassiz (1857, p. 249-250), em seu empenho por defender que as espécies eram ideias de um criador, anotava:

Em geral se acredita que nada é mais fácil do que determinar a espécie; e que, entre todos os graus de relacionamento que os animais apresentam, o que constitui a identidade específica é o [grau] mais claramente definido. Supõe-se que exista um critério infalível de identidade específica até na conexão sexual, que une de forma muito natural os indivíduos da mesma espécie na função reprodutiva. Mas eu considero que isso é uma completa falácia, ou, pelo menos, uma *petitio principii*, não admissível em uma discussão filosófica sobre o que constitui as características das espécies.

2.2 A partir da teoria da evolução

As contribuições de Lamarck, Darwin e Wallace ocorrem em um período no qual a homologia estrutural era o critério de comparação fundamental em biologia. Os primeiros evolucionistas consideravam que as unidades taxonômicas reais devem ser designadas por suas propriedades essenciais (HULL, 1965; não obstante, de acordo com Hull, Lamarck e Darwin foram tipologistas somente no sentido de reterem a definição aristotélica de espécie). Apesar da influência essencialista nesses autores, suas contribuições foram cruciais para conectar historicamente os nominalistas tradicionais e os neonominalistas (MAHNER; BUNGE, 1997), e para apresentar os fundamentos teóricos e a evidência empírica de que as espécies não eram imutáveis; portanto, era necessário procurar as causas da variação dos organismos e a explicação do por que mantêm semelhanças entre si apesar dessa variação.

Em 1857, o zoólogo e geógrafo russo Severtsov (citado por TODES, 1989, p. 150), influenciado pelas contribuições de Geoffroy Saint-Hilaire, antecipou vários critérios cruciais para o problema da espécie, dentre eles o que agora é conhecido como espécies parentais, espécies filhas, ou espécies irmãs:

Uma espécie é um conjunto orgânico ou um ser organizado coletivamente, como um indivíduo. Ela vive em uma série de gerações, da mesma forma

com que o indivíduo perde e renova as células e as fibras que compõem seu corpo. Ela tem suas idades, suas fases sucessivas de desenvolvimento; é modificada completamente, como afirmou Étienne Geoffroy Saint-Hilaire. Ela gera espécies derivadas que são transformadas a partir de variedades iniciais e individuais em raças estáveis, mas que são ligadas por indivíduos com características intermediárias, e se separam completamente mais tarde. Dependendo das condições locais de existência ... o tipo original continua a existir junto com as formas derivadas ou desaparece; mas essas espécies derivadas sempre mantêm em suas características a marca de uma descendência comum, lembrando umas as outras mais do que as formas próximas constituintes dos gêneros que talvez tenham sido produzidos da mesma maneira.

Apesar de que vários autores (especialmente Mayr) já assinalaram que Darwin não ofereceu uma definição satisfatória nem de espécie nem dos processos de especiação, é inegável que sua obra trouxe bases ontológicas e empíricas cruciais para o debate sobre o problema da espécie e para o surgimento dos modelos de especiação. Darwin integrou muitos dos elementos críticos nas discussões atuais, tais como a hibridação, a homologia por ancestralidade em comum, a domesticação, o isolamento geográfico, a seleção, a adaptação, a variabilidade, as mudanças no desenvolvimento do organismo e a extinção, dentre outros. Ao longo de sua obra, Darwin parece ter estado em conflito com respeito ao conceito de espécie; no começo, adotou um conceito de espécie que, por estar baseado no isolamento de espécies proximamente relacionadas (cf. SULLOWAY, 1979), tem sido considerado pioneiro na aplicação do atual conceito biológico (cf. KOTTLER, 1978). Stamos (2007) assinala que para Darwin o isolamento reprodutivo entre espécies, a fertilidade entre indivíduos e a ocupação de um mesmo nicho foram fatores menores na delimitação das espécies. Com efeito, embora tenha reconhecido na hibridação um fator limitativo na especiação (devido à infertilidade), apresentou-a como evidência contra o criacionismo, não como uma possível causa de especiação ou um critério para delimitar espécies (KOTTLER, 1978); a hibridação começou a ser examinada como mecanismo de especiação apenas no começo do século XX (cf. LOTSY, 1916; ARNOLD, 1997; LINDER; RIESEBERG, 2004).

Darwin apontou, em diversos trechos de sua obra, que as variedades são apenas “espécies pequenas” ou que as espécies são “somente variedades permanentes e fortemente marcadas”, ou seja, grupos de indivíduos que diferem bastante, e de maneira irreversível, de outros indivíduos; e reconhece, de maneira reiterada, que as espécies são arbitrárias e unidades convenientes, mas não entes reais:

Eu vejo o termo *espécie*, como um termo arbitrário atribuído em nome da conveniência a um grupo de indivíduos muito semelhantes, e que não difere em essência do termo *variedade*, que se atribui a formas menos distintas e mais

flutuantes. *Variedade*, em comparação com diferenças meramente individuais, também se aplica de forma arbitrária e em nome da simples conveniência. (DARWIN, 1859, p. 52).

Em outro trecho, Darwin afirma:

Resumindo, teremos que tratar o termo *espécies* como tratam *gêneros* aqueles naturalistas que admitem que os gêneros sejam combinações meramente artificiais feitas por conveniência. Essa perspectiva pode não ser muito animadora, mas pelo menos nos libertaremos da busca vã da essência não descoberta e impossível de descobrir do termo *espécie* (DARWIN, 1859, p. 485).

Da segunda citação, poder-se-ia deduzir que se o que se aplica a *a* (gênero) também se aplica a *b* (espécie), e o que se aplica a *b* também se aplica a *c* (variedade), então, o que se aplica a *a* (gênero) também se aplica a *c* (variedade). Esse argumento guarda relação com o debate de se a espécie é um indivíduo ou uma classe, e com a falta de clareza na época para discernir entre tocogenia e filogenia. Não obstante, e apesar de a obra de Darwin não esclarecer os limites entre tocogenia e filogenia, foi crucial para oferecer outras alternativas ao essencialismo que então prevalecia (AMUNDSON, 2005, p. 31).

A chamada *Estratégia de Darwin* (cf. BEATTY, 1985; ELDREDGE, 1999; STAMOS, 2007) consistiu em substituir o conceito de ‘realidade da espécie’ pelo de ‘variação’. Sob a suspeita de que *real* fosse indício de *imutável*, a aparente arbitrariedade na existência da espécie seria mais permissiva no momento de se questionar a imutabilidade das espécies. Ao mesmo tempo, estabeleceu a diferença entre *espécie-táxon* (que seria real) e *espécie-categoria* (que seria arbitrária) e recorreu à arbitrariedade desta última para defender, de maneira satisfatória, a transmutação gradualista da *espécie-táxon*; se esta não mais fosse definida pela sua *essência*, mas pela sua *variação*, então se tornaria impossível defender a existência dos limites da *espécie-categoria*. O gradualismo favorecia o nominalismo, na medida em que o reconhecimento de espécies reais, fixas e definidas, favorecia o essencialismo; assim, substituiu o arquétipo pelo ancestral (BEATTY, 1985; ELDREDGE, 1999; STAMOS, 2007). Apesar do forte indício nominalista de Darwin ao referir-se reiteradamente às espécies como arbitrárias, para ele a espécie continuava sendo uma entidade real, mesmo que histórica. Em resposta à crítica de Agassiz, Darwin escrevia (em carta para Asa Gray¹, 11 Agosto 1860):

Surpreende-me que Agassiz não tenha conseguido escrever algo melhor. Que absurdo aquela minúcia lógica “*Se as espécies não existem, como podem variar?*” Como se alguém duvidasse de sua existência temporária (Itálicas minhas, para assinalar a nota de Agassiz).

¹ Nota do Org.: A correspondência de Darwin está disponível na web: DARWIN, C. *Darwin correspondence project*: <<http://www.darwinproject.ac.uk/>>.

Em uma profunda e crítica reinterpretação do conceito de espécie e da dualidade entre o Darwin nominalista e o Darwin essencialista, Stamos (2007) argumenta que a recorrente filiação nominalista em *A origem*, tanto para a *espécie-indivíduo* quanto para a *espécie-categoria*, desaparece com os argumentos de Ghiselin, Beatty e do próprio Stamos. Ghiselin (1969) resgata, pelo menos, a *espécie-indivíduo* como real na obra de Darwin; Beatty (1985) propõe que a aparente postura nominalista foi essencial em sua *Estratégia*; por sua vez, Stamos (2007) defende que, ao longo de sua obra, Darwin considerou reais tanto a *espécie-táxon* quanto *espécie-categoria*, e que concebeu as espécies como entidades fundamentalmente horizontais, embora nunca tenha excluído sua natureza histórica. Este argumento, aceita Stamos (2007), vai contra a *espécie-indivíduo* defendida de maneira recorrente por Ghiselin (1974, 1997) e Hull (1978, 1989) e, sobretudo, a consequente formulação dos conceitos filogenéticos de espécie (cf. Tabela 1).

Sob o recente efeito de *A origem*, Lyell finalmente aceitou a transmutação e a natureza histórica das espécies (Coleman, 1962). Lyell (1863, p. 304) reconheceu a incorporação do fator tempo na obra de Lamarck:

Da época de Lineu ao começo deste século, parecia bastar para definir o termo *espécie* ... dizer que “uma espécie consistia em indivíduos semelhantes entre si e que reproduziram outros como eles por geração” ... Lamarck, portanto, propôs que o elemento do tempo deveria entrar na definição de uma espécie, e que deveria ser assim: “Uma espécie consiste em indivíduos semelhantes entre si e que reproduzem outros como eles por geração, desde que as condições em que vivem não sofram modificações suficientes para causar mudanças em seus hábitos, caráter e formas”.

2.3 De Darwin a Hennig: rumo à delimitação entre tocogenia e filogenia

O efeito da teoria da evolução no conceito de espécie foi profundo, não apenas porque o essencialismo foi questionado, mas também porque se indagou sobre o nível de organização biológica (individual, populacional ou específica) em que ocorre a evolução. Uma vez decifrados os mecanismos da herança, foram esclarecidas as diferenças entre *tocogenia* (relações genealógicas entre indivíduos da mesma espécie cujos *traços* podem variar de uma geração para outra) e *filogenia* (relações entre duas ou mais espécies proximalmente relacionadas por *características compartilhadas e derivadas*, imunes à variação tocogenética). Essa distinção precisou esperar quase 100 anos depois da publicação de *A origem*. De fato, Haeckel (1876), que reconhecia a espécie como um indivíduo (MAYR, 1996), atribuiu, na teoria da evolução, uma importância talvez exagerada à herança das características adquiridas, ao mesmo tempo que aplicou o conceito de *monofilia* (termo cunhado por ele; atualmente, um *grupo monofilético* refere-se a uma linhagem que inclui um ancestral em comum e todas as espécies ou grupos supra-específicos derivados dele) tanto no nível intra-específico (por exemplo, as raças humanas) como interespecífico

(por exemplo, as classes de plantas com semente). A esse respeito, Sober (1980, p. 379) indica:

ao mesmo tempo em que minou o modelo essencialista de variabilidade, a teoria evolutiva também acabou com a necessidade de se descobrir a essência das espécies O essencialista buscava uma propriedade de organismos individuais, que é invariável entre organismos da mesma espécie. A lei de Hardy-Weinberg e outras leis populacionais interessantes, por outro lado, identificam propriedades de populações que são invariáveis entre todas as populações de um determinado tipo. Nesse sentido, o essencialismo buscava uma metodologia individualista (organísmica), que o pensamento populacional suplanta por meio de leis específicas que comandam objetos em um nível mais elevado de organização.

De acordo com Amundson (2005), o conceito de herança desenvolveu-se durante o século XIX, devido ao interesse que despertou a seleção natural, mas foi inicialmente concebido como parte da embriologia; a separação entre herança e desenvolvimento só é conseguida no início do século XX, ao mesmo tempo em que a herança é incorporada, por meio da *nova síntese*, como um elemento fundamental na (micro)evolução. Por exemplo, Haldane (1938, p. 94) concluiu:

não há evidências de que, em qualquer nível, espécies intimamente relacionadas difiram de maneira qualitativamente diversa de variedades. Na verdade, Darwin estava correto ao considerar as variedades como espécies incipientes. Mas enquanto as variedades muitas vezes diferem em termos de um ou alguns genes, as espécies pode diferir em centenas deles.

Os processos biológicos restritos ao âmbito intra-específico (microevolutivo) são, com efeito, suscetíveis de serem examinados mediante leis como a de Hardy-Weimberg ou a regra de Haldane (apesar de que esta última, por exemplo, é inaplicável a plantas). Assim, enquanto uma espécie é o *indivíduo* (unidade básica) em sua filogenia, é o *universo* em sua própria genealogia. Nesse ponto, cabe mencionar Boyd (1999, p. 145):

Ofereço uma alternativa à concepção, de motivação positivista, de tipos naturais e suas essências, e explico por que, à luz dessa alternativa, as espécies biológicas contam como tipos naturais, definidos por essências reais, ainda que, em algum sentido, elas também sejam como casos paradigmáticos de indivíduos.

2.4 Conceitos atuais

Os conceitos de espécie têm proliferado de maneira vertiginosa desde os anos 1970 (Tabela 1), quando eram reconhecidos dois ou três conceitos, até o final dos anos 1990,

quando, por exemplo, Mayden (1997) consegue identificar vinte e cinco. Cada conceito tem seu próprio grau de aplicabilidade ou operatividade e seu próprio componente teórico; por exemplo, o conceito fenético surgiu para definir as espécies por meio de fatores atemporais e é altamente operacional (cf. DOYEN; SLOBODCHIKOFF, 1974; HAILMAN, 1995), mas seu conteúdo teórico é limitado ou nulo; por sua vez, os conceitos baseados em reprodutividade ou em coesão são de baixa aplicabilidade, e o conceito evolutivo possui uma elevada carga teórica, devido a que incorpora uma dimensão histórica ou temporal, mas sua aplicabilidade é limitada (HULL, 1997). Em síntese, Hull (1997) destaca que os conceitos com alta carga teórica tendem a ser pouco operacionais, e que na medida em que os conceitos tornam-se mais operacionais, perdem significância teórica.

Devido à sua relevância na história da biologia e nas escolas de sistemática, dois grupos de conceitos (biológico e filogenético) serão brevemente comentados a seguir. Descrições detalhadas dos outros conceitos de espécie podem ser encontradas em Mayden (1997).

2.5 2.5. Conceitos 'biológicos'

Inicialmente os conceitos biológicos de espécie se fundamentaram na ocorrência de reprodução bissexuada e, nessa medida, podem ser considerados inatos ao pensamento humano. No século XVII, essa reprodução já era um atributo incorporado no conceito de espécie, em obras como as de John Wilkins ou John Ray. Wilkins (1668, p. 164-165) mencionava:

Não falo da Mula, por ser uma produção híbrida e não dever ser considerada como uma espécie distinta... E embora seja mais provável que as várias espécies de gado, a saber, a que se chama Urus, Bisão, Bonasus e Búfalo, e aquelas outras variedades contadas como carneiros e cabras, não sejam espécies distintas do touro, ovelha e bode; havendo muito menos diferenças entre essas do que há entre essas do que há entre vários cães.

Por sua vez, Ray (1686), participante do projeto de Wilkins (1668), questionou a imutabilidade das espécies e reconheceu a necessidade de estabelecer critérios para distingui-las, entre eles o isolamento reprodutivo. Ray utilizou a perpetuação de características ao longo das gerações para distinguir uma “boa espécie”; se nessa perpetuação as plantas de uma mesma espécie variassem, tal variação deveria ser considerada acidental e insuficiente para distinguir duas ou mais espécies; em outras palavras, a reprodução seria um critério mais importante do que a variação fenotípica.

O conceito biológico mais conhecido e discutido está baseado no isolamento como fator fundamental e foi desenvolvido por meio da sequência dos seguintes autores: Buffon > Darwin (precoce) + Wallace > Jordan + Poulton (cf. POULTON, 1908) + Plate +

Stressmann > Lotsy > Dobzhansky + Mayr. Posteriormente, o *conceito por reconhecimento*, proposto inicialmente por Paterson (1985), incorpora a especiação por reforço de mecanismos de isolamento (Tabela 1). Apesar de que os dois estão baseados na consideração de que as espécies são comunidades com reprodução bissexuada (ELDREDGE, 1995), a diferença fundamental consiste em que enquanto o primeiro baseia-se em *isolamento entre populações*, o segundo é baseado no reconhecimento de indivíduos *dentro de uma população* por meio de um sistema de intercruzamento em comum. Embora aparentemente contraditórios (cf. COYNE et al. 1988), estes conceitos são, na verdade, complementares, uma vez que o conceito biológico se aplica a *duas ou mais populações* alopátricas, enquanto o conceito por reconhecimento é baseado na coerência reprodutiva *intra-populacional*. Com efeito, Templeton (1989) descreve-os como dois lados da mesma moeda.

Os conceitos biológicos de espécie não se aplicam a organismos de reprodução assexuada ou unissexuada, que paradoxalmente constituem uma grande porcentagem da diversidade do planeta. As espécies não bissexuadas não são a causa do *problema da espécie*. Portanto, mesmo que os conceitos de espécie sejam reduzidos somente a organismos bissexuados, o problema persiste. São frequentes as definições extremas que questionam, ignoram ou negam a existência de espécies com reprodução não bissexuada; por exemplo, Cowan (1962, p. 451-452) assinalava que não existem espécies de micróbios e que é impossível defini-las exceto em termos de nomenclatura, e Hennig (1966) reduz o problema a um caso especial da sistemática. Por sua vez, Vrba (1985) confere a condição de espécie somente a entidades que contenham organismos reproduzidos sexualmente e, portanto, a reprodução sexual seria a condição *sine qua non* da existência das espécies. Não obstante, Hull (1980, p. 327-328) argumenta:

na imensa maioria das espécies animais, as espécies (ou linhagens-espécies) formam constantemente árvores ramificadas... Os defensores do conceito de espécie biológica há muito afirmaram que os organismos estritamente assexuados não formam espécies — uma afirmação que parece demasiado chauvinista para alguns. Contudo, a questão é que organismos estritamente assexuados não formam entidades de nível superior; linhagens-organismos são as linhagens de mais alto nível produzidas. Eles, por si sós, evoluem como resultado de replicação e interação. Assim como nem todos os organismos formam colônias, não há razão para esperar que todos formem espécies. Ou, dito de maneira oposta, essas linhagens-organismos são as espécies em organismos assexuados.

Em resposta à visão reducionista de espécie, aplicando o conceito apenas a organismos de reprodução bissexuada, Mishler & Brandon (1987, p. 407) defendem a necessidade de um conceito filogenético de espécie cujo espectro s abarque tanto as espécies bissexuadas como organismos cuja reprodução seja unissexuada ou assexuada:

Uma solução proposta tem sido negar que esses organismos [assexuados] formam espécies. Essa *reductio ad absurdum* do conceito de espécie biológica demonstra como um conceito de classificação (e agrupamento) monístico baseado em critérios de intercruzamento pode obscurecer os padrões reais de diversificação. Um de nós (B. D. M.) trabalha com um gênero de líquen no qual ocorrem linhagens frequentemente sexuadas, raramente sexuadas e total mente assexuadas. O interessante é que as linhagens assexuadas formam espécies que parecem comparáveis em todos os aspectos importantes reconhecidos nas linhagens majoritariamente assexuadas e mesmo nas sexuadas.

2.6 Conceitos filogenéticos

Uma das questões que permanece desde Severtsov e Darwin é se uma espécie original se extingue durante um processo de especiação, ou se existem critérios para discriminar entre uma espécie 'original' ('parent species' *sensu* Darwin; 'stem species' *sensu* Hennig 1966) e uma espécie 'filha':

Se uma variedade florescesse a ponto de exceder em número a espécie ancestral, ela seria classificada como espécie, e aquela, como variedade; ou ela poderia vir a suplantá-la e exterminá-la; ou ambas poderiam coexistir e ser classificadas como espécies independentes (DARWIN, 1859, p. 52).

O pressuposto de que uma espécie se origina a partir de um evento de especiação, e finaliza com um evento de extinção ou com um evento de especiação subsequente, portanto, de que uma espécie ancestral sempre desaparece quando ocorre especiação (cf. WILEY, 1978), é fundamental nos conceitos evolutivo e filogenético de espécie, uma vez que se a evolução afeta unidades discretas (tais como as espécies) de maneira irreversível, então resulta uma hierarquia de táxons e das características que geram essa hierarquia (cf. HENNIG, 1966; DAVIS, 1996, 1999; GHISELIN, 1997; uma extensa literatura a esse respeito é encontrada em BELL, 1979). Hennig (1966) aceita o 'desaparecimento ou extinção' de uma espécie 'ancestral' pela ruptura das relações toco genéticas e a subsequente formação de espécies 'filhas', e descreve as espécies como ...:

complexos relativamente estáveis que persistem por longos períodos, mas não são absolutamente permanentes. A genética moderna nos diz como surgem as novas espécies: aparecem novas lacunas nas relações genealógicas como resultado do isolamento reprodutivo. Essas lacunas delimitam novas espécies (HENNIG, 1966, p. 19).

Com o auge da sistemática filogenética surgiram quatro conceitos filogenéticos de espécie, baseados em cladogênese, em características diagnósticas, em monofilia, ou

em genealogia ou história evolutiva (Tabela 1; para um debate detalhado entre esses conceitos e os conceitos biológicos e evolutivos, ver WHEELER; MEIER, 2000). Devido a que são baseados em hipóteses de parentesco, todos esses conceitos consideram as espécies como entidades históricas. Apesar de uma aparente contraposição entre o conceito baseado em características diagnósticas e o baseado na história evolutiva, uma abordagem pluralista poderia explorar se são complementares, uma vez que o primeiro se baseia em autapomorfias (i. e., características derivadas e únicas) potenciais, e o segundo em características cuja informatividade filogenética é mais 'profunda', e incluiria também as sinapomorfias (i. e., características derivadas e compartilhadas entre dois ou mais táxons). Enquanto o conceito filogenético de espécie baseado em monofilia é operacional à medida que pode ser repetido e avaliado, o baseado em características diagnósticas é menos operacional, uma vez que depende, de certa maneira, da perspicácia, intuição ou subjetividade do especialista no momento de escolher as características que sustentem a diagnose (HULL, 1997). O conceito baseado em monofilia tem sido criticado por vários autores (p.e. NIXON; WHEELER, 1992; LUCKOW, 1995; DAVIS, 1996, 1999) devido a que a monofilia não é demonstrável abaixo do nível de espécie, uma vez que nesse nível não há estrutura filogenética.

Em um grande número de análises cladísticas costuma-se excluir *a priori* as autapomorfias, devido a que não possuem informatividade filogenética. Contudo, elas são fundamentais no momento de aplicar o conceito filogenético de espécie baseado em características diagnósticas. Excluir as autapomorfias impede, também, de pôr à prova, entre outras, a 'regra de desvio' proposta por Hennig (1966, p. 207), que prediz que, quando uma espécie ancestral se divide, uma das duas espécies 'filhas' tende a diferenciar-se mais do que a outra. Uma modificação que leve em consideração a assimetria causada pela extinção de uma das duas linhagens é conhecida como o conceito de espécie *internodal* (KORNET, 1993), que pode ser resumido como um grupo de organismos que pertencem à mesma rede genealógica entre dois eventos de cladogênese ou entre um evento de cladogênese e um de extinção.

2.7 É possível hierarquizar os conceitos de espécie?

Existem várias propostas no sentido de classificar e hierarquizar os conceitos de espécie. Mayr (1970) reconhece três critérios primários: o tipológico ou essencialista, segundo o qual a espécie (ou forma) é definida pela sua essência; o nominalista, que nega a existência de universais 'reais', incluída a espécie, que é considerada como uma abstração da mente humana; e o biológico, baseado em uma coesão genética mediada por reprodução bissexuada exitosa. Por sua vez, Slobodchikoff (1976) admite dois critérios, o tipológico e o biológico, enquanto Kitcher (1984b) classifica os conceitos em históricos, baseados em diferenças morfológicas, ecológicas ou reprodutivas, e estruturais ou ahistóricos, baseados em semelhança genética, cromossômica ou ontogenética. Luckow

(1995) divide os conceitos em mecanicistas e históricos: os conceitos mecanicistas são baseados no processo de especiação e, portanto, carecem de universalidade e de falseabilidade, uma vez que dependem de como ocorre a especiação em casos particulares; contrastando com isso, os conceitos históricos são baseados no padrão de diversificação e, portanto, são mais gerais e permitem examinar *a posteriori* os processos de especiação.

Vrba (1995) assinala quatro critérios fundamentais para categorizar os conceitos de espécie (reconhecimento, isolamento, coesão e monofilia) e prefere o conceito por reconhecimento (Tabela 1), na medida em que descarta o conceito biológico — por estar baseado somente em isolamento — e os conceitos filogenéticos, cuja aplicação considera inconsistente. Por sua vez, Claridge et al. (1997), dentre outros, reconhecem duas grandes categorias: os conceitos biológicos e os filogenéticos *lato sensu*. Além dessas duas categorias, Hull (1997) reconhece uma terceira, baseada em definições politéticas (similaridade segundo diferentes critérios, mais ou menos selecionados *ad hoc*) que implicam que qualquer grupo de organismos pode ser classificado de várias maneiras indefinidamente usando técnicas de agrupamento. Por sua vez, Mayden (1997) propõe uma complexa hierarquia cujo principal critério *ad hoc* é o conceito evolutivo (ver HULL, 1999, para uma crítica a respeito).

3 Universalidade (generalidade), monismo e pluralismo no conceito de espécie

A *espécie-categoria* não é homogênea, dado que não existem atributos gerais ou universais para as *espécies-táxon*. Por exemplo, enquanto para reconhecer certas espécies a reprodutividade ou a morfologia externa mostram-se cruciais, o reconhecimento de outras espécies pode estar baseado em características não reprodutivas, características internas ou comportamentais, ou em fatores ecológicos. Portanto, não é possível aplicar todos os critérios a todas as espécies, devido ao grau de universalidade e de empiricismo próprio de cada conceito. Por exemplo, o conceito fenético de espécie possui uma alta universalidade devido a que é possível aplicá-lo a numerosos organismos, enquanto o conceito por reconhecimento é de baixa universalidade, dado que se aplica apenas a organismos com reprodução sexuada (HULL, 1997), mas não em espécies nas quais ocorrem processos biológicos atípicos, tais como polimorfismos (variação intra-específica de características), alternância de gerações (por exemplo, haplóide/diplóide) ao longo do ciclo de vida, mudanças intra-específicas ou mesmo intra-individuais no número de cromossomos, hibridação, especiação simpátrica (ou seja, a origem de duas ou mais espécies no mesmo lugar) etc. Por outro lado, alguns conceitos, por exemplo, o biológico ou o fenético, são considerados monistas, dado que se baseiam em critérios *únicos*, tais como o isolamento ou a semelhança total, respectivamente (cf. HULL, 1997), que prevaleceriam sobre qualquer outro critério.

Embora existam numerosos adjetivos para favorecer um ou outro conceito (“o melhor”, “o mais racional”, “o mais útil”, “o único capaz de”, “o correto”; ver CRACRAFT, 2000), estas apreciações em geral respondem a argumentos subjetivos ou autoritários. Por exemplo, ao defender seu conceito biológico, Mayr (1996) cataloga outros conceitos como insuficientes ou errôneos. A defesa de um conceito não é razão válida para demonstrar que os outros conceitos são errôneos. Tanto do ponto de vista biológico quanto filosófico, dada a natureza do problema da espécie, constitui um desafio procurar pela complementaridade dos conceitos, sob um cenário pluralista:

Como todos os conceitos comuns de espécie dependem de narração prospectiva, é impossível aplicar qualquer um deles com precisão (O’HARA, 1993:231).

Ou ainda:

Mesmo que todos concordassem sobre o que é um bom conceito de espécie, nenhum seria claramente superior a todos os outros — e nem todas as pessoas concordam sobre quais critérios gerais caracterizam um bom conceito de espécie (HULL, 1997:376-377).

Em resposta à proliferação de conceitos e à baixa universalidade de alguns deles, vários autores propuseram uma abordagem pluralista ao problema da espécie, uma vez que podem ser necessários vários conceitos juntos para delimitar, descobrir, nomear e examinar as espécies (RUSE, 1969, 1987; DUPRÉ, 1981; MISHLER; DONOGHUE, 1982; KITCHER, 1984a, 1984b, 1987; MISHLER; BRANDON, 1987). O pluralismo implica que dois ou mais critérios contribuam de maneira simultânea para uma solução.

Embora a tendência pluralista quanto ao conceito de espécie tenha recebido uma boa acolhida (cf. Stamos, 2007), também tem recebido fortes críticas vindas da filosofia. Por exemplo, Ereshefsky (1992b, 1998) argumentou que não é útil do ponto de vista teórico e que deve ser abandonado e substituído por soluções mais precisas. Existem várias aproximações ao pluralismo. Na mais conservadora, Ruse (1969, 1987) propõe que cada explicação parcial seja bem-vinda, se favorecer uma coincidência de dois ou mais conceitos de espécie. Em uma proposta menos conservadora, Mishler & Donoghue (1982) e Mishler & Brandon (1987), baseados em seu próprio conceito filogenético de espécie (Tabela 1), reconhecem que podem ser aplicados diferentes conceitos de espécie em diferentes táxons, dado que os fatores ou características cruciais nem sempre são os mesmos no transcurso da evolução de cada táxon.

Dupré e Kitcher propõem duas elaborações do pluralismo que são extremamente liberais (ERESHEFSKY, 1992b). Dupré (1981, 1999) descreve sua própria abordagem como uma forma de *‘realismo promíscuo’* na medida em que se baseia em relações de semelhança para distinguir as classes de organismos (*realismo*), todas com o mesmo peso específico, e rejeita qualquer aproximação monista, entre outras razões devido a

que os limites das espécies não são precisos. Kitcher (1984a, 1984b, 1987, 1989) também defende um pluralismo que considere tanto os conceitos históricos como os estruturais ou ahistóricos. Seguindo O'Hara (1993), de Queiroz (1999) reconhece que uma solução apropriada para o problema prático da espécie é simplesmente aceitar as ambiguidades inerentes aos limites das espécies.

Ereshefsky (1992b) argumenta que o conceito filogenético de espécie de Mishler & Donoghue (1982) e de Mishler & Brandon (1987), por um lado, é monista, uma vez que se baseia em um único critério — monofilia — e, por outro lado, é pluralista, dado que existem diferentes tipos de processos que causam a diversificação das espécies e que, portanto, poderiam gerar duas ou mais taxonomias incompatíveis entre si. Consequentemente, argumenta a favor de conceitos mais precisos de espécie, uma vez que o pluralismo de conceitos de espécie não é útil do ponto de vista teórico e deve ser abandonado e substituído por aproximações mais precisas. Assim, propõe um “*pluralismo eliminacionista*”, supondo que a árvore da vida está segmentada por processos evolutivos diferentes e que cada uma das taxonomias resultantes é internamente consistente.

O pluralismo eliminacionista de Ereshefsky (1992b, 1998) é criticado por Brigandt (2003, p. 1314), que destaca a necessidade de considerar o conceito de espécie e a categoria *espécie* como um “*investigative kind concept*” (conceito de tipo investigativo):

Não concordo com a tese de Ereshefsky de que o conceito de espécie é teoricamente inútil e que não denota um tipo. Embora não questione o pluralismo e os principais argumentos de Ereshefsky em favor dele, defendo o conceito de espécie a partir de uma perspectiva que usa critérios diferentes para estabelecer quando um conceito é útil. ... O conceito de espécie figura em teorias de diferentes ramos biológicos e, assim, estabelece os padrões para um conceito adequado de espécie ... O uso da expressão “conceito de espécie” para um dos conceitos concretos não é apenas um hábito linguístico que careça de explicação conceitual e teoricamente interessante, e sim uma questão real sobre se um determinado conceito é um conceito de espécie. O conceito de espécie é importante para motivar definições concretas de espécie e entender seu papel teórico.

Não obstante, a disjunção entre os conceitos que nascem da biologia e aqueles que nascem da filosofia torna a filiação ao pluralismo ainda mais complicada (HULL, 1999), devido a que os conceitos teóricos e os empíricos podem conduzir a discrepâncias fundamentais. A crítica de Hull (1999, p. 44) é baseada na proliferação excessiva de conceitos:

Demasiadas alternativas se apresentam, e não parece haver maneira de decidir entre elas. Nesse momento, recorre-se a uma forte dose de monismo para ajudar a podar a árvore do conhecimento. Com relação ao problema da

espécie hoje em dia, a situação parece exemplificar claramente o segundo extremo. Estamos nos afogando em um mar de conceitos de espécie. Assim sendo, os cientistas têm justificativas para ser mais monísticos do que já foram. Talvez se justifique haver mais de um conceito de espécie, mas vinte e dois?

4 O Problema

4.1 As espécies são reais? Nominalismo *versus* essencialismo *versus* realismo

Os *nominalistas* consideram que os conceitos são abstrações sem representação no real e, por isso, negam a existência de *universais* reais; para eles, somente os indivíduos existem e as espécies são elaborações da mente humana. Por sua vez, os *realistas* atribuem à espécie uma representação no real, ou seja, o mundo e seus componentes existem por si mesmos, sem se importar que exista uma mente que conceitue sobre eles. Se a pergunta a respeito da realidade das espécies é o núcleo do problema da espécie, a pergunta de se as espécies são *classes* ou *indivíduos* está no âmago desse problema e reflete o debate entre nominalismo e essencialismo. Existe um denominador comum entre o nominalismo e o realismo: as espécies são *classes* (*universais*) naturais (cf. RUSE, 1987; GRIFFITHS, 1999), espaçotemporalmente irrestritas. Não obstante, o nominalismo implica que os indivíduos que formam uma classe são “reais”, mas a própria classe não o é (cf. GHISELIN, 1997). Se as espécies não são reais, como poderiam então extinguir-se ou evoluir? Vários autores defendem a proposta de considerar as espécies como *indivíduos*, caracterizadas por serem espaçotemporalmente contínuas, com coerência interna e associadas a uma ancestralidade em comum (GHISELIN, 1974, 1997; GRIFFITHS, 1974; HULL, 1976, 1977, 1978, 1989; MAYR, 1976, 1996; WILEY, 1978, 1980; ELDREDGE; CRACRAFT, 1980; ELDREDGE, 1985; VRBA, 1985; MISHLER; BRANDON, 1987; HORVATH, 1997). A esse respeito, Ghiselin (1974) define quatro propriedades de uma espécie: (1) seus nomes são próprios; (2) não pode haver exemplos de si mesmas; (3) não têm propriedades definidas (*intensions*); e (4) os organismos que as constituem são subunidades, partes, e não membros.

Considerar a espécie como indivíduo foi fundamental para integrar a teoria evolutiva e a sistemática filogenética (HORVATH, 1997), uma vez que adquire o caráter de unidade evolutiva e filogenética. A esse respeito, Rieppel (1994, p. 46) assinala:

A Síntese Moderna e suas emendas posteriores não conseguiram resolver o conflito entre nominalismo e essencialismo e, portanto, estão presas em um debate sobre o “problema da espécie”, que é uma questão lógica e não empírica. ... Sendo assim, por que não cortar o nó górdio admitindo que as espécies não existem — na verdade, não podem existir — em um mundo em evolução, e que elas são o que sempre foram, uma ferramenta conceitual

na tentativa de entender a diversidade biológica... As espécies não evoluem, mas a evolução acontece dentro das espécies. Em outras palavras: a noção de espécie não difere em muitos sentidos fundamentais da noção de gênero, família, ordem etc., a não ser pelo nível de inclusão na hierarquia de tipos e subtipos.

5 As dissociações

5.1 Entre biologia e filosofia

A associação entre biologia e filosofia tem contribuído de maneira significativa para a discussão do *problema da espécie*; não obstante, enquanto o *problema* é mais universal para os filósofos, os biólogos em seu âmbito dedicam-se mais à tarefa de descrever que à de conceitualizar, o que tem gerado um distanciamento entre as biologias teórica e empírica. O conceito de espécie vai além dos métodos operacionais para reconhecer as espécies na natureza. Um dos objetivos ao abordar o debate é a busca de conceitos que admitam a variação, a diferenciação, a classificação e a identificação de certos fatores comuns ao que é uma espécie, independentemente de se é uma palmeira, um peixe ou uma bactéria. O conceito de espécie deve estar baseado na coerência histórica das características, qualquer que seja o mosaico de suas combinações na natureza. Apesar dos enfoques pluralistas ao problema da espécie, é imperativo que continue sendo abordado conjuntamente por biólogos e filósofos:

Como exemplo de filosofia dentro da teoria científica, essa análise e reinterpretação dos conceitos de espécie, variedade e gênero poderia ser comparada com a análise de Einstein sobre movimento e simultaneidade na teoria da relatividade. Em ambos os casos, a análise é exigida pela teoria. Em ambos os casos, ela tinha sido, em maior ou menor grau, prevista por um filósofo antes de ser retrabalhada e colocada em uso por um cientista (FLEW, 1998, p. 79).

5.2 Entre a teoria e a prática

A taxonomia tradicional costuma mascarar o problema da espécie, favorecendo o mecanicismo, o autoritarismo ou a narrativa na descrição de novas *taxa*; as descrições de “espécies novas para a ciência” abundam na bibliografia atual, mas quase sempre os autores evadem completamente a pergunta acerca do que é uma espécie ou de qual conceito de espécie foi aplicado. Ou seja, é possível descrever novas espécies sem ter antes se perguntado o que é uma espécie. McDade (1995) chama a atenção para o fato de que muitos monografistas não discutem os conceitos de espécie, nem os critérios para tomar decisões sobre os limites de uma espécie ou de táxons infra-específicos.

Essa questão torna-se mais grave à medida que as unidades de estudo dos táxons (as espécies) são descritos, na maioria dos casos, a partir de exemplares mortos, incompletos e violentamente extraídos de seu âmbito natural. Outro agravante é que em países megadiversos como os nossos (Brasil e Colômbia) prevalecem os trabalhos inventariais, em detrimento do exame das relações históricas, das características e dos limites disso que chamamos espécie. Embora seja verdade que nem sempre é possível fundamentar teoricamente a descrição de cada espécie, um marco teórico comparativo, mesmo que mínimo, é bem-vindo quando se trata do problema da espécie em monografias de grupos tropicais, para assim pôr à prova um ou outro conceito de espécie por meio de dados empíricos. Embora a fase descritiva da taxonomia seja crucial para o avanço da sistemática biológica, as descrições em si não são um fim, mas um meio. Spencer (1900, 1, p. 572) antecipava uma profunda disjunção entre a teoria e a prática ao definir a espécie:

A atmosfera biológica, por assim dizer, tem sido viciada pela concepção de naturalistas do passado, para quem a identificação e a classificação das espécies representavam tudo em sua ciência, e que consideravam os traços que lhes possibilitavam diferenciar seus espécimes entre si como os traços de importância fundamental na natureza. Mas depois de ignorar essas ideias técnicas, fica visível que as distinções, morfológicas e fisiológicas, tomadas como testes de espécies, são fenômenos meramente incidentais.

Por sua vez, a lassidão ou a ambiguidade quando se trata do conceito de espécie tem levado, inclusive, a decisões políticas arbitrárias e baseadas no conceito predominante no momento (por exemplo, o “U. S. Endangered Species Act” de 1973, baseia-se na aplicação do conceito biológico de espécie por ser o que prevalecia na época; STAMOS, 2007), ou em fúteis casos de nomenclatura (cf. MCOUAT, 2001), uma vez que os códigos de nomenclatura biológica são fundamentados em definições puramente nominalistas. Lineu (citado por MÜLLER-WILLE, 1998, p. 125) reconhecia, por sua vez, que os nomes das espécies são apenas símbolos, artefatos necessários para a comunicação, e não atributos ou definições em si mesmos:

Os nomes têm, no mercado da botânica, o mesmo valor que as moedas nos negócios públicos, as quais costumam ser aceitas com determinados valores pelas pessoas, sem que haja exames metalúrgicos.

Portanto, decisões nomenclaturais triviais baseadas em um conceito de espécie com universalidade reduzida podem afetar de maneira significativa a composição das listas de espécies em risco de extinção ou as análises de diversidade ou de conservação; a aplicação de alguns conceitos pode subestimar o número de espécies, outros podem superestimá-lo de maneira significativa (Tabela 1). Com efeito, Cracraft (1997) reco-

menda que as espécies definidas com base em conceitos filogenéticos sejam as unidades mais relevantes em biologia da conservação.

Com o aumento dos dados moleculares, a desagregação entre a genética de populações, a taxonomia e a sistemática filogenética estão em processo de serem resolvidas (DAVIS, 1996, 1999; GOLDSTEIN; BROWER, 2002), e espera-se que esses esforços dêem como resultado um aumento nos estudos empíricos (e.g. COLEMAN, 2009) requeridos para integrar os conceitos filogenéticos, biológicos e evolutivos de espécie. Por outro lado, a geração de numerosos dados moleculares tem sobrecarregado de operacionalismo a sistemática biológica. De fato, a grande maioria dos cladogramas que são gerados a partir das análises filogenéticas resultam de buscas operacionalmente precisas, mas limitadas a soluções heurísticas (aproximadas).

Muitas vezes, são encontradas aproximações alternativas, algumas delas extremas, para “superar” o problema da espécie. Por exemplo, Burma (1954) advoga reduzir a unidade evolutiva ao nível populacional, enquanto autores mais recentes e mais radicais propõem substituir as hierarquias lineanas por classificações filogenéticas, nas quais sejam removidas as categorias taxonômicas, incluída a de espécie (ERESHEFSKY, 1999, 2001; MISHLER, 1999). É realmente necessário acabar com a espécie como nível taxonômico e com a hierarquia lineana como sistema de classificação? Uma discussão sobre isso não é pertinente neste ensaio, mas muitos sistematas, em particular, os que trabalham, como nós, em países tropicais e com táxons complexos — que só recentemente começam a ser examinados sob os parâmetros da sistemática filogenética —, percebem que estas propostas não tocam o núcleo do problema da espécie, como também não o faz a tentativa de abstrair a espécie como um código de barras baseado em alguns poucos marcadores moleculares com um grau operativamente apropriado de variabilidade, mais do que pelas suas propriedades biológicas intrínsecas; em qualquer caso, a identidade da espécie depende do especialista que estuda o material testemunha.²

Enfim, de acordo com Hull (1965), a definição aristotélica de espécie é a responsável por que os taxonomistas não tenham definido a espécie de maneira adequada, o que tem influenciado de maneira significativa o avanço da taxonomia, entre outras coisas porque classificar ‘espécies nominais’ é empiricamente mais fácil do que classificar ‘espécies reais’, devido a que as primeiras são definidas pela sua essência e, portanto, são relativamente estáveis, enquanto as segundas se caracterizam por serem entidades em constante mudança.

² O material testemunha (em inglês, *voucher*) é um espécime biológico que serve de exemplar de referência e do qual se extrai uma amostra, por exemplo, de material genético, anatômico ou fitoquímico — com a qual se pode fazer a identificação de que este exemplar pertence a uma espécie particular, dentre outras coisas —, e que permanece colecionado em um museu, herbário etc. O material testemunha não dever ser confundido com o espécime tipo (*type specimen*), que constitui uma referência para fins de nomenclatura, mas que, em pouquíssimos casos, pode também aportar evidência molecular ou algum outro tipo de referência biológica.

6 Conclusão

Ao longo da cronologia do problema de espécie observa-se uma tendência a: (1) considerar as espécies como indivíduos e não como classes (em qualquer caso, *reais*); (2) adotar uma postura pluralista com respeito ao problema da espécie; (3) incorporar a dimensão histórica da espécie por meio de um ou de outro conceito filogenético; (4) reputar como extremamente reducionista que se aplique o conceito de espécie apenas àqueles organismos de reprodução bissexuada e abandonar essa postura; e (5) reconhecer que o essencialismo e a disjunção entre a nomenclatura biológica e a biologia comparativa provocaram um período de desnecessária latência no debate sobre o conceito de espécie.

Não obstante, o problema da espécie tende a transformar-se em um problema sem solução, não apenas devido à sua multidimensionalidade, mas também à complexidade dos sistemas biológicos e aos efeitos de uma ou de outra corrente teórica sobre a teoria evolutiva e/ou a sistemática biológica. São, enfim, as espécies as unidades de evolução? Para muitos autores (e.g. ELDREDGE; CRACRAFT, 1980; GHISELIN, 1987; MAYR, 1982; WILEY, 1981), a resposta é próxima de um *sim*. Para outros, em compensação, a evolução ocorre tanto no nível da espécie como de táxons supra-específicos (e.g. NELSON, 1989; ERESHEFSKY, 1991). Os conceitos filogenéticos de espécie oferecem a possibilidade de ampliar o debate de modo a explorar as espécies como linhagens, sejam elas bissexuadas ou não. Portanto, a busca de táxons supra-específicos monofiléticos adquire um papel unificador para pôr à prova os conceitos, e uma relevância empírica para a prática da sistemática biológica.

Agradecimentos

A Paulo Abrantes (Universidade de Brasília, Brasil), pelo convite para participar deste volume e por valiosas discussões e sugestões ao texto. Por comentários e debates contínuos que enriqueceram de maneira significativa este capítulo, agradeço também a N. L. Pabón-Mora (New York Botanical Garden), assim como a J. D. Lynch e aos estudantes do curso Sistemática Biológica do segundo semestre de 2009, na Universidade Nacional da Colômbia.

Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

Bases do conceito	Conceito	Definição	Crítica
Compatibilidade reprodutiva entre organismos bissexuados	Biológico	Grupos de populações naturais potencial ou realmente inférteis e reprodutivamente isolados de grupos similares (DOBZHANSKY, 1935; MAYR, 1942, 1976, 1996, entre outros).	<ul style="list-style-type: none"> - Horizontal - Operacionalmente problemático, uma vez que somente se aplica a organismos com reprodução bissexuada, e de difícil aplicabilidade em táxons alopátricos - Verificabilidade limitada ou nula - Tende a subestimar o número de espécies - O isolamento reprodutivo não pode ser parte do conceito - Subjetividade ao definir os limites da espécie - Impreciso em sua formulação; não é necessário em taxonomia, nem necessário ou útil para gerar hipóteses relacionadas com a teoria evolutiva (SOKAL; CROVELLO, 1970)

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

Coesão genética/fenotípica	Agrupamento genotípico	Grupo de indivíduos morfológica ou geneticamente diferenciáveis, com pouco ou nenhum intermediário ao entrar em contato com grupos similares (MALLET, 1995)	<ul style="list-style-type: none"> - De difícil aplicabilidade, especialmente em grupos simpátricos - Ambiguidade no grau e no tipo de diferenças genéticas para traçar os limites da espécie - A espécie seria definida por fatores de coesão entre seus indivíduos/populações, mais do que por fatores de isolamento
	Reconhecimento	A população mais inclusiva de organismos biparentais que compartilham um sistema de fertilização em comum (PATERSON, 1985, 1993; LAMBERT; PATERSON, 1984; LAMBERT; SPENCER, 1995)	<ul style="list-style-type: none"> - Horizontal; a espécie é definida por fatores de coesão entre seus indivíduos/populações, mais do que por fatores históricos ou de isolamento - Restrito a espécies bissexuais e a grupos de organismos em simpatia (CLARIDGE et al., 1997) - Híbridos interespecíficos inférteis poderiam ser considerados parte da mesma espécie.

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

<p>Coesão genética/fenotípica</p>	<p>Coesão</p>	<p>Grupo menor de organismos com potencial de intercâmbio genético e/ou demográfico (coesão fenotípica); aplicável a organismos de reprodução sexuada, assexuada e híbrida por meio de mecanismos intrínsecos de coesão (TEMPLETON, 1989).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - A espécie é definida por fatores de coesão entre seus indivíduos/populações, não por fatores de isolamento - Unidimensional - Não se aplica a espécies assexuais, uma vez que elas podem ter continuidade mas não coesão
<p>Coesão evolutiva ou ecológica</p>	<p>Evolutivo</p>	<p>Linhagem individual de populações ou organismos com relações de ancestralidade, que mantêm sua identidade com respeito a linhagens similares, suas próprias tendências evolutivas e destinos históricos (SIMPSON, 1951; WILEY, 1978; WILEY; MAYDEN, 2000).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Dificuldade de aplicar-se a linhagens independentes. - Arbitrariedade ou incerteza ao propor 'tendências' ou 'destinos', principalmente em organismos de reprodução assexuada. - Populações locais poderiam ser consideradas 'unidades evolutivas'.

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

	<p>Ecológico</p>	<p>Linhagem ou grupo de linhagens relacionadas que ocupam uma zona adaptativa, diferente das zonas ocupadas por outras linhagens, e que evoluem separadamente de outras linhagens fora de seu âmbito (VAN VALEN, 1976).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Insuficiente para explicar a descontinuidade entre grupos simpátricos. - Dificuldade para definir zonas adaptativas independentemente de seus ocupantes. - Táxons muito diferentes podem ocupar a mesma zona adaptativa; diferentes populações ou gerações de uma espécie podem também ocupar nichos diferentes (as raças locais poderiam então ser consideradas espécies individuais). - Um nicho ou zona adaptativa não é, em si, uma característica biológica intrínseca. - Falha ao reconhecer espécies extintas ou em vias de extinção, uma vez que elas têm um êxito ecológico baixo ou nulo, mas que existem ou já existiram como linhagens diferentes. - As linhagens não evoluíam.
--	------------------	---	--

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

<p>Coesão intra-populacional</p>	<p>Coesão <i>sensu lato</i></p>	<p>Populações em que há suficiente capacidade de coesão para prevenir divergência de maneira indefinida (GHISELIN, 1997)</p>	<p>(Não foi encontrada crítica a esse respeito).</p>
<p>Fenético</p>	<p>Similaridade 'total'</p>	<p>O grupo menor e mais homogêneo (carente de descontinuidade fenética), diferenciável de outro(s) grupo(s) mediante descontinuidade fenética, não devida a dimorfismo sexual, nem a castas, nem à idade; ou um grupo fenético com certa diversidade que esteja na categoria de subgênero e que contenha ou não subgrupos internos (MICHENER, 1970; SNEATH; SOKAL, 1973).</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Aproximação tipológica baseada em processos puramente operacionais de máxima semelhança - Tipológico

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

Filogenético	<i>sensu</i> Hennig ou baseado em cladogênese	Grupo reprodutivamente isolado de populações naturais, originado por meio de um evento de especiação e que desaparece mediante um evento subsequente de especiação ou por extinção (HENNIG, 1982)	- Depende da definição de 'evento de especiação'.
--------------	---	---	---

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

	<p>Baseado em características diagnósticas</p>	<p>Grupo irreduzível de organismos, diagnosticável e diferenciável de grupo(s) similar(es) por meio de pelo menos uma característica presente em todos os seus membros e ausente em membros de grupos proximalmente relacionados; dentro desse grupo existe uma relação ancestral-descendente (CRACRAFT, 1983, 1989, baseado em ELDREDGE; CRACRAFT, 1980).</p> <p>Menor agregação de populações (sexuais) ou linhagens (assexuais) diagnosticável por meio de uma combinação única de estados de características em indivíduos comparáveis (semaforontes; NIXON; WHEELER, 1990; WHEELER; NIXON, 1990)</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Tipológico (diagnóstica espécies baseado em características fixadas; os polimorfismos não contam). - Produziria uma superestimação do número de espécies, uma vez que é possível que algumas características diagnósticas estejam fixadas em populações, mas não na totalidade da espécie. - A identificação de características diagnósticas depende do pesquisador e não necessariamente das propriedades intrínsecas do organismo - Dificuldade para reconhecer espécies crípticas ou espécies híbridas
--	--	---	--

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

	<p>Baseado em monofilia</p>	<p>Táxon menos inclusivo, formalmente reconhecido em uma classificação, dentro do qual os organismos são agrupados mediante evidência de monofilia (MISHLER; DONOGHUE, 1982; MISHLER; BRANDON, 1987; MISHLER; THERIOT, 2000). Grupo monofilético menor que compartilha uma ancestralidade comum (DE QUEIROZ; DONOGHUE, 1988)</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Operacionalmente problemático (como é possível ‘determinar’ se um grupo de organismos/populações é exclusivo e monofilético?). - Monista (baseado exclusivamente em monofilia; cf. HULL, 1997). - Problemas com espécies híbridas.
	<p>Genealógico ou baseado na história evolutiva</p>	<p>Grupo menor de organismos cujos genes coalescem mais recentemente entre si do que com qualquer outro organismo fora do grupo, e que não contém subgrupos dentro de si mesmo (BAUM; DONOGHUE, 1995; SHAW, 1998)</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Limitado à coalescência de genes e ao uso de características moleculares - Quantos loci devem ser monofiléticos para diagnosticar um grupo como espécie genealógica? (cf. COYNE; ORR, 2004, p. 467) - Operacionalidade restrita - Problemas com espécies híbridas

Continuação da Tabela 1: Principais conceitos de espécie, agrupados de acordo com suas bases conceituais, autores proponentes e críticas fundamentais (excluídos aqueles relacionados com os processos de especiação; baseado e modificado de COYNE; ORR, 2004 e WÄGELE, 2005).

Lógico	Bioespécie	A espécie como classe natural é um grupo de objetos materiais (organismos no presente, no passado e no futuro) com as mesmas propriedades relevantes (MAHNER; BUNGE, 1997).	- Problemas na determinação de “propriedades” relevantes em espécies como entidades históricas
--------	------------	---	--

Referências bibliográficas

AGASSIZ, L. An essay on classification. London: Longman, Brown, Green, Longmans & Roberts, 1857.

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

ARNOLD, M. L. *Natural hybridization and evolution*. New York: Oxford University Press, 1997.

ATRAN, S. The universal primacy of generic species in folkbiological taxonomy: implications for human biological, cultural, and scientific evolution. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 231-261.

BAER, K. E. V. *Entwicklungsgeschichte der thiere: beobachtung und reflexion*. Königsberg: Gebrüder Borntraeger, 1828.

BAUM, D. A.; DONOGHUE, M. J. Choosing among alternative phylogenetic species concepts. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 560-573, 1995.

BEATTY, J. Speaking of species: Darwin’s strategy. In: KOHN, D. (Ed.). *The Darwinian heritage*. Princeton: Princeton University Press, 1985. p. 256-281.

BELL, M. A. Persistence of ancestral-sister species. *Systematic Zoology*, v. 28, n. 1, p. 85-88, 1979.

BERLIN, B. *Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton: Princeton University Press, 1992.

BOYD, R. Homeostasis, species, and higher taxa. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 141-185.

BRIGANDT, I. Species pluralism does not imply species eliminativism. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 5, p. 1305-1316, Dec. 2003.

BURMA, B. H. Reality, existence, and classification: a discussion of the species problem. *Madroño*, v. 12, p. 193-209, 1954.

CANDOLLE, A. P de. *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris: Roret, 1813.

CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997.

CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. Practical approaches to species concepts for living organisms. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 1-15.

COLEMAN, A. W. Is there a molecular key to the level of "biological species" in eukaryotes? A DNA guide. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 50, n. 1, p. 197-203, Jan. 2009.

COLEMAN, W. Lyell and the "reality" of species: 1830-1833. *Isis*, v. 53, n. 73, p. 325-338, 1962.

COWAN, S. T. The microbial species-A macromyth? In: SYMPOSIUM OF THE SOCIETY FOR GENERAL MICROBIOLOGY: microbial classification, 12., 1962. Cambridge. *Proceedings...* Cambridge: Cambridge University Press, 1962. p. 433-455. Reimpresso em SLOBODCHIKOFF, C. N. (Ed.). *Concepts of species*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1962. p. 129-151.

COYNE, J. A.; ORR, H. A. *Speciation*. Sunderland: Sinauer, 2004.

COYNE, J. A.; ORR, H. A.; FUTUYMA, D. J. Do we need a new species concept? *Systematic Zoology*, v. 37, n. 2, p. 190-200, 1988.

CRACRAFT, J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concept for understanding patterns and processes of differentiation. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer, 1989. p. 29-59.

CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, v. 1, p. 159-187, 1983.

CRACRAFT, J. Species concepts in systematics and conservation biology: an ornithological viewpoint. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 325-339.

CRACRAFT, J. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 3-14.

CUVIER, G. *Discours sur les révolutions de la surface du globe*. 6. ed. Paris: Edmond d'Ocagne, 1830.

DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray, 1859.

DAVIS, J. I. Monophyly, populations and species. In: HOLLINGSWORTH, P. M.; BATEMAN, R. M.; GORNALL, R. J. (Ed.). *Molecular systematics and plant evolution*. New York: Taylor & Francis, 1999. p. 139-170.

DAVIS, J. I. Phylogenetics, molecular variation, and species concepts. *BioScience*, v. 46, n. 7, p. 502-511, 1996.

DOBZHANSKY, T. A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, v. 2, n. 3, p. 344-355, Jul. 1935.

DOYEN, J. T.; SLOBODCHIKOFF, C. N. An operational approach to species classification. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 239-247, 1974.

DUPRÉ, J. Natural kinds and biological taxa. *The Philosophical Review*, v. 90, n. 1, p. 66-90, Jan. 1981.

DUPRÉ, J. On the impossibility of a monistic account of species. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 3-22.

ELDREDGE, N. Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 464-477.

ELDREDGE, N. The ontology of species. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. 17-20.

ELDREDGE, N. *The pattern of evolution*. New York: W. H. Freeman, 1999.

ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. New York: Columbia University Press, 1980.

ERESHEFSKY, M. (Ed.). *The units of evolution: essays on the nature of species*. Cambridge: MIT Press, 1992a.

ERESHEFSKY, M. Eliminative pluralism. *Philosophy of Science*, v. 59, n. 4, p. 671-690, Dec. 1992b.

ERESHEFSKY, M. Species and the linnaean hierarchy. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 285-305.

ERESHEFSKY, M. Species pluralism and anti-realism. *Philosophy of Science*, v. 65, n. 1, p. 103-120, Mar. 1998.

ERESHEFSKY, M. Species, higher taxa, and the units of evolution. *Philosophy of Science*, v. 58, n. 1, p. 84-101, Mar. 1991.

ERESHEFSKY, M. *The poverty of Linnaean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.

FARBER, P. L. Buffon and the concept of species. *Journal of the History of Biology*, v. 5, p. 259-284, 1972.

FLEW, A. G. N. The structure of darwinism. In: HULL, D. L.; RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 70-84.

GHISELIN, M. T. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 536-544, 1974.

GHISELIN, M. T. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: State University of New York Press, 1997.

GHISELIN, M. T. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 127-143, Apr. 1987.

GHISELIN, M. T. The metaphysics of phylogeny. *Paleobiology*, v. 7, n. 1, p. 139-143, 1981.

GHISELIN, M. T. *The triumph of the Darwinian method*. Berkeley: University of California Press, 1969.

GOLDSTEIN, P. Z.; BROWER, A. V. Z. Molecular systematics and the origin of species: new synthesis or methodological introgressions? In: DESALLE, R.; GIRIBERT, G.; WHEELER, W. (Ed.). *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Basel: Birkhäuser Verlag, 2002. p. 147-161.

GRIFFITHS, G. C. D. On the foundations of biological systematic. *Acta Biotheoretica*, v. 23, n. 3-4, p. 85-131, Sept. 1974.

GRIFFITHS, P. E. Squaring the circle: natural kinds with historical essences. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 209-228.

HAECKEL, E. *The history of creation, or, the development of the earth and its inhabitants by the action of natural causes*. New York: D. Appleton, 1876.

HAILMAN, J. P. Towards operationality of a species concept. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 103-122.

HALDANE, J. B. S. The nature of interspecific differences. In: DE BEER, G. R. *Evolution: essays on aspects of evolutionary biology*. Oxford: The Clarendon Press, 1938. p. 79-94.

HENNIG, W. *Phylogenetic systematics*. Illinois: University of Illinois Press, 1966.

HENNIG, W. *Phylogenetische systematik*. Berlin: Verlag, 1982.

HEY, J.; FITCH, W. M.; AYALA, F. (Ed.). *Systematics and the origin of species: on Ernst Mayr's 100th anniversary*. Washington: National Academies Press, 2005.

HORVATH, C. D. Some questions about identifying individuals: failed intuitions about organisms and species. *Philosophy of Science*, v. 64, n. 4, p. 654-668, Dec. 1997.

HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. H. (Ed.). *Endless forms: species and speciation*. New York: Oxford University Press, 1998.

HULL, D. L. A matter of individuality. *Philosophy of Science*, v. 45, n. 3, p. 335-360, Sept. 1978.

HULL, D. L. Are species really individuals? *Systematic Zoology*, v. 25, n. 2, p. 174-191, 1976.

HULL, D. L. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

HULL, D. L. On the plurality of species: questioning the party line. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 23-48.

HULL, D. L. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (I). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 15, n. 60, p. 314-326, 1965.

HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (II). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 16, n. 61, p. 1-18, 1965.

HULL, D. L. The ideal species concept: and why we can't get it. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 357-380.

HULL, D. L. *The metaphysics of evolution*. Albany: State University of New York Press, 1989.

HULL, D. L. The ontological status of species as evolutionary units. In: BUTTS, R. E.; HINTIKKA, J. (Ed.). *Foundational problems in the special sciences*. Dordrecht: D. Reidel, 1977. p. 91-102.

KITCHER, P. Against the monism of the moment: a reply to Elliott Sober. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 4, p. 616-630, 1984a.

KITCHER, P. Ghostly whispers: Mayr, Ghiselin and the 'philosophers' on the ontological status of species. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 184-192, Apr. 1987.

KITCHER, P. Some puzzles about species. In: RUSE, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is: essays dedicated to David Hull*. Dordrecht: Kluwer, 1989. p. 183-208.

KITCHER, P. Species. *Philosophy of Science*, v. 51, n. 2, p. 308-333, Jun. 1984b.

KLUGE, A. G. Species as historical individuals. *Biology and Philosophy*, v. 5, n. 4, p. 417-431, Oct. 1990.

KORNET, D. J. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology*, v. 164, n. 4, p. 407-435, Oct. 1993.

KOTTLER, M. J. Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. *Annals of Science*, v. 35, n. 3, p. 275-297, May 1978.

LAMBERT, D. M.; PATERSON, H. E. H. On bridging the gap between race and species: the isolation concept and an alternative. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, v. 107, p. 501-514, 1984.

LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995.

LINDER, C. R.; RIESEBERG, L. H. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *American Journal of Botany*, v. 91, p. 1700-1708. 2004.

LINNEO, C. *Linnaeus' philosophia botanica*. Oxford: Oxford University Press, 2003. Tradução de Stephen Freer.

LOTSY, J. P. *Evolution by means of hybridization*. The Hague: M. Nijhoff, 1916.

- LOVEJOY, A. O. Recent criticism of the Darwinian theory of recapitulation: its grounds and its initiator. In: GLASS, B. et al. (Ed.). *Forerunners of Darwin: 1745-1859*. Baltimore: Johns Hopkins, 1959. p. 438-458.
- LUCKOW, M. Species concepts: assumptions, methods, and applications. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 589-605, 1995.
- LYELL, C. *The geological evidence of the antiquity of man*. London: J. Murray, 1863.
- LYELL, C. *The principles of geology: being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation*. London: J. Murray, 1830-1833. 3 v.
- MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MALLET, J. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 7, p. 294-299, Jul. 1995.
- MAYDEN, J. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 381-424.
- MAYR, E. Is the species a class or an individual? *Systematic Zoology*, v. 25, n. 2, p. 192, 1976.
- MAYR, E. *Populations, species and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press, 1970.
- MAYR, E. Species concepts and definitions. In: MAYR, E. (Ed.). *The species problem*. New York: Arno Press, 1957. p. 1-22. (American Association for the Advancement of Science. Publication n. 50).
- MAYR, E. *Systematics and the origin of the species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University Press, 1942.
- MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press, 1982.
- MAYR, E. What is a species, and what is not? *Philosophy of Science*, v. 63, n. 2, p. 262-277, Jun. 1996.
- MCDADE, L. A. Species concepts and problems in practice: insights from botanical monographs. *Systematic Botany*, v. 20, n. 4, p. 606-622, 1995.
- MCOUAT, G. Cataloguing power: delineating 'competent naturalists' and the meaning of species in the British Museum. *The British Journal for the History of Science*, v. 34, p. 1-28, 2001.

- MICHAUX, B. Species concepts and the interpretation of fossil data. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 45-56.
- MICHENER, C. D. Diverse approaches to systematics. In: DOBZHANSKY, T. et al. (Ed.). *Evolutionary biology*. New York: Appleton-Century-Crofts, 1970. p. 1-38. v. 4.
- MISHLER, B. D. Getting rid of species? In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 307-315.
- MISHLER, B. D.; BRANDON, R. N. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 4, p. 397-414, Oct. 1987.
- MISHLER, B. D.; DONOGHUE, M. J. Species concepts: a case for pluralism. *Systematic Zoology*, v. 31, n. 4, p. 491-503, 1982.
- MISHLER, B. D.; THERIOT, E. C. The phylogenetic species concept (sensu Mishler & Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 44-54.
- MÜLLER-WILLE, S. Reducing varieties to their species: the linnaean research program and its significance for modern biology. In: MARTÍNEZ RUIZ, E.; PI, M. de P. C. (Ed.). *Carl Linnaeus and enlightened science in Spain*. Madrid: Fundacion Berndt Wistedt, 1998. p. 113-126.
- NELSON, G. Species and taxa: systematics and evolution. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, 1989. p. 60-81.
- NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, v. 6, n. 3, p. 211-223, 1990.
- NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. Extinction and the origin of species. In: NOVACEK, M. J.; WHEELER, Q. D. (Ed.). *Extinction and phylogeny*. New York: Columbia University Press, 1992. p. 119-143.
- O'HARA, R. J. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. *Systematic Biology*, v. 42, n. 3, p. 231-246, 1993.
- OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer associates, 1989.
- OWEN, R. Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals. London: Longman, Brown, Green and Longsmans, 1837.

- PATERSON, H. E. H. *Evolution and the recognition concept of species: collected writings*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1993.
- PATERSON, H. E. H. The recognition concept of species. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. 21-29.
- POULTON, E. B. What is a species? In: POULTON, E. B. *Essays of evolution: 1889-1907*. Oxford: Clarendon Press, 1908. p. 46-94.
- QUEIROZ, K. de. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 49-89.
- QUEIROZ, K. de; DONOGHUE, M. J. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, v. 4, n. 4, p. 317-338, 1988.
- RAY, J. *Historia plantarum*. London: Clark, 1686. 3. v.
- RIEPEL, O. Species and history. In: SCOTLAND, R. W.; SIEBERT, D. J.; WILLIAMS, D. M. (Ed.). *Models in phylogeny reconstruction*. Oxford: Clarendon Press, 1994. p. 31-50.
- ROGER, J. *Buffon: a life in natural history*. Ithaca: Cornell University Press, 1997.
- RUSE, M. Biological species: natural kinds, individuals, or what? *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 38, n. 2, p. 225-242, 1987.
- RUSE, M. Definitions of species in biology. *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 20, n. 2, p. 97-119, 1969.
- SCHOCH, R. M. *Phylogeny reconstruction in paleontology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1986.
- SHAW, K. L. Species and the diversity of natural groups. In: HOWARD, D. J.; BERLOCHER, S. J. (Ed.). *Endless forms: species and speciation*. New York: Oxford University Press, 1998. p. 44-56.
- SILVESTER-BRADLEY, P. C. (Ed.). *The species concept in palaeontology*. London: Systematics Association, 1956.
- SIMPSON, G. G. The species concept. *Evolution*, v. 5, p. 285-298, 1951.
- SLOBODCHIKOFF, C. N. (Ed.). *Concepts of species*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1976.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W. H. Freeman, 1973.

SOBER, E. Evolution, population thinking, and essentialism. *Philosophy of Science*, v. 47, n. 3, p. 350-383, Sept 1980.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

SOKAL, R. R.; CROVELLO, T. J. The biological species concept: a critical evaluation. *The American Naturalist*, v. 104, n. 936, p. 127-153, Jan. 1970.

SPENCER, H. *The principles of biology*. New York: D. Appleton, 1900.

STAMOS, D. N. *Darwin and the nature of species*. Albany: State University of New York Press, 2007.

SULLOWAY, F. J. Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea. *Studies in the History of Biology*, v. 3, p. 23-65, 1979.

TEMPLETON, A. R. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Ed.). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer, 1989. p. 3-27.

TODES, D. P. *Darwin without Malthus: the struggle for existence in Russian evolutionary thought*. New York: Oxford University Press, 1989.

TURNER, A. The species concept in paleontology. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 57-70.

VALEN, L. V. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, v. 25, n. 2-3, p. 233-239, May 1976.

VRBA, E. S. Introductory comments on species and speciation. In: VRBA, E. S. (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. p. ix-xviii.

VRBA, E. S. Species as habitat-specific, complex systems. In: LAMBERT, D. M.; SPENCER, H. G. (Ed.). *Speciation and the recognition concept: theory and applications*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1995. p. 3-44.

WÄGELE, J. W. *Foundations of phylogenetic systematics*. Munchen: Pfeil, 2005.

WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000.

WHEELER, Q. D.; NIXON, K. C. Another way of looking at the the species problem: a reply to de Queiroz and Donoghue. *Cladistics*, v. 6, n. 1, p. 77-81, 1990.

WILEY, E. O. Is the evolutionary species fiction? A consideration of classes, individuals and historical entities. *Systematic Zoology*, v. 29, n. 1, p. 76-80, 1980.

WILEY, E. O. Kinds, individuals and theories. In: RUSE, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is: essays dedicated to David Hull*. Dordrecht: Kluwer Academic, 1989. p. 289-300.

WILEY, E. O. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: Wiley, 1981.

WILEY, E. O. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, v. 27, n. 1, p. 17-26, 1978.

WILEY, E. O.; MAYDEN, R. L. The evolutionary species concept. In: WHEELER, Q. D.; MEIER, R. (Ed.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press, 2000. p. 70-89.

WILKINS, J. *An essay towards a real character, and a philosophical language*. London: S. Gellibrand, 1668.

WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999.

A CLASSIFICAÇÃO BIOLÓGICA: DE ESPÉCIES A GENES

Natalia Pabón-Mora & Favio González

Não há classificação no universo que não seja arbitrária e conjectural. A razão é muito simples: não sabemos o que é o universo. “O universo – escreve David Hume – é, talvez, o rascunho rudimentar de algum deus infantil, que o abandonou pela metade, envergonhado de sua execução deficiente; é obra de um deus subalterno, de quem os deuses superiores zombam ; é a confusa produção de uma divindade decrépita e aposentada, que já morreu (J. L. Borges, O Idioma analítico de John Wilkins, em Outras Inquisições, 1995.)

1 Introdução

A classificação biológica busca construir classes ou conjuntos de organismos, agrupá-los em categorias baseadas em diversos critérios de semelhança; é um processo mental que se inicia com a observação crua e prossegue com a percepção, a descrição, o reconhecimento e a interpretação das características que distinguem e/ou agrupam as entidades que devem ser classificadas. Portanto, consta de um processo de *agrupamento* (*'grouping'*) que leva à formação dos táxons e pode estar acompanhada por três processos com maior conteúdo lógico:

- (1) *categorização*, quando se diferenciam níveis taxonômicos;
- (2) *hierarquização* (*'ranking'*), quando se colocam os táxons em uma hierarquia determinada; as classes não possuem atributos biológicos comparáveis em comum; por exemplo, a família *Hominidae*, a família de insetos *Membracidae* ou a família de plantas *Magnoliaceae* não possuem atributos biológicos em comum, apesar de compartilharem a mesma categoria taxonômica; e

(3) *sistematização*, quando se procuram as relações hierárquicas entre os grupos de organismos (MAHNER; BUNGE, 1997; STEVENS, 1994).

Nesse sentido, *sistematização* não significa formação de um sistema; por exemplo, O'Hara (1996) estabelece uma clara diferença entre *sistema* ou *arranjo*, entendido como um todo que está feito de partes conectadas, mas não incluídas umas nas outras (Fig. 1 a, b), e *classificação*, entendida como um procedimento formal de subordinação de uns grupos dentro de outros (Fig. 1 d-f). Muitos autores contemporâneos (p. e. NELSON; PLATNICK, 1981; SATTLER, 1986) reconhecem que as *relações* entre os organismos são o objeto de estudo da sistemática, enquanto as *classificações* são resultado da sistemática e, ao mesmo tempo, objeto de estudo da taxonomia.

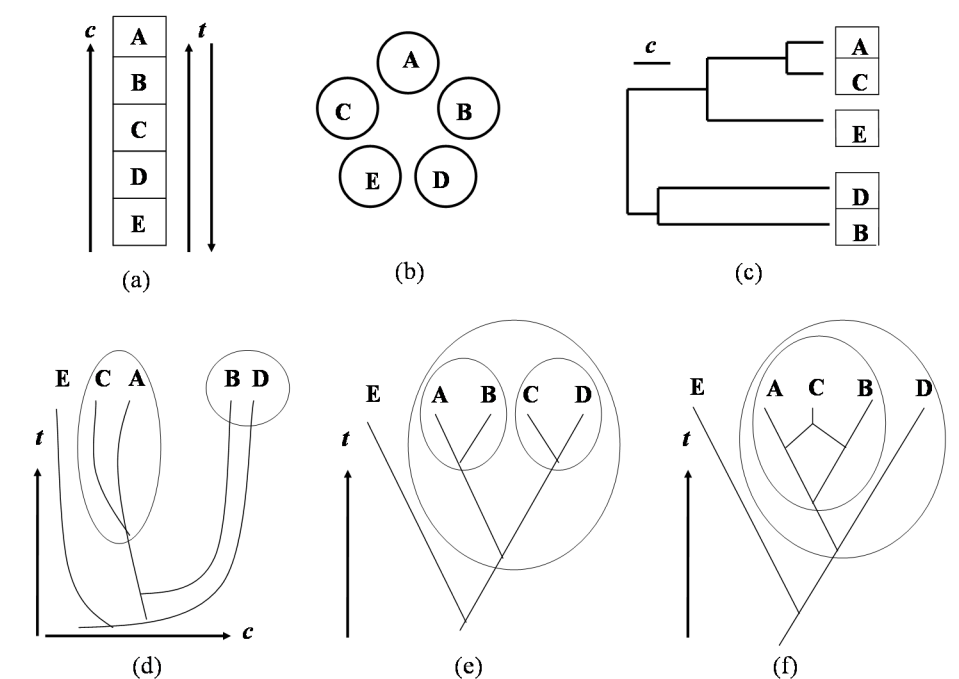


Figura 1: Seis sistemas de relações (a-f) entre as espécies A-E. (a) sistema que representa *A Grande Cadeia do Ser*; as características (c) 'progridem' a partir de uma espécie 'inferior' E até uma espécie 'superior' A; a escala do tempo (t), ascendente e conducente à "perfeição", ou descendente e conducente à degradação, depende da subjetividade do autor do sistema; (b) sistema quinário circular, com relações de contigüidade entre as espécies, no qual não é possível traçar vetores de progressão no tempo ou de mudança nas características; (c) agrupamento fenético ($\{[a+c]e\}[d+b]$); é importante notar a escala de mudança relativa das características (c) e a ausência do vetor tempo; (d) árvore genealógica em que se reconhece um grupo monofilético [A+C] e o grupo parafilético [B+D]; notar a presença de um vetor para a distância patristica (c) no eixo x, e um vetor de tempo (t) no eixo y; (e) cladograma que contém a maior quantidade de informação hierárquica, refletida na monofilia de um grupo e dois subgrupos (círculos); notar a ausência de um vetor para a distância patristica; (f) esquema de reticulação causada pela hibridação entre A e B para formar C. Em (a), (b) e (c), não é possível uma subordinação de grupos e subgrupos.

De acordo com Mahner & Bunge (1997), a classificação é uma operação conceitual que possui as seguintes características:

(a) cada membro da coleção original pode ser designado a alguma classe¹;

¹ Entendida como conjunto ou agrupamento, não como hierarquia lineana.

- (b) há dois tipos de classes, simples ou básicas, e compostas ou formadas pela união de duas ou mais classes simples;
- (c) cada classe simples está composta por alguns *membros* da coleção original e não pode ser subdividida em subclasses;
- (d) cada classe é uma categoria cujo conjunto de membros está determinado por um predicado ou um conjunto de predicados; ou seja, os táxons são definidos por suas características intrínsecas, não extrínsecas e, portanto, as primeiras precedem as segundas em um sistema de classificação biológica;
- (e) cada classe é discreta na medida em que possui limites definidos;
- (f) duas classes são mutuamente excludentes e, portanto, da mesma categoria, ou uma delas está contida na outra e, portanto, são de categorias diferentes;
- (g) em biologia, não há classes vazias nem deve haver membros sem designação a uma classe;
- (h) somente duas relações lógicas estão envolvidas na classificação: a *condição de membro*, que é irreflexiva, assimétrica e intransitiva, ou a *de inclusão*, que difere da anterior em que é *transitiva*;
- (i) a *união* das classes de uma mesma categoria forma a *totalidade* da classe da categoria imediatamente superior; e
- (j) as classes de uma categoria determinada não têm interseção, de tal forma que nenhum indivíduo da coleção original pertence a mais de uma classe da mesma categoria.

A primeira parte deste capítulo oferece uma breve história da classificação e dos critérios da classificação biológica, que, diferentemente de outras ciências, é mais complexa devido aos atributos particulares dos seres vivos. A segunda parte do capítulo discute a aplicação dos processos de classificação a entidades intra-individuais (genes) e explora os desafios e dificuldades que enfrenta a biologia molecular atual quanto à classificação de genes ou outras sequências de material genético.

2 Aspectos históricos da classificação biológica

A. P. de Candolle (1813) reuniu as classificações existentes até então em *empíricas* e *racionais*. As classificações *empíricas* baseiam-se em convenções independentes dos organismos, tais como a ordenação alfabética e, portanto, não podem ser tratadas como biológicas. As classificações *racionais* são aquelas baseadas em características observáveis

dos organismos, sejam elas extrínsecas (por exemplo, usos, condutas, distribuição geográfica ou condições ecológicas, e, portanto, não herdáveis) ou intrínsecas (por exemplo, características morfológicas, anatômicas, fisiológicas ou genotípicas, e portanto herdáveis). De Candolle (1813) também desglosou as classificações *racionais* em utilitárias ou práticas, artificiais e naturais.

2.1 Sistemas utilitários ou práticos

São baseados nos usos e na distribuição geográfica ou ecológica dos organismos, entre outros fatores extrínsecos. Por exemplo, Dioscórides classificou as plantas em aromáticas, alimentícias, medicinais, ou úteis para fazer vinho, enquanto Teofrasto dividiu as plantas, segundo seu tamanho, em árvores, arbustos, subarbustos e ervas. Um exame detalhado de sistemas utilitários - como muitos dos que são encontrados em classificações etnobiológicas não influenciadas pelo pensamento ocidental -, permite explorar as diversas origens e estados de desenvolvimento, do pensamento humano, quanto ao reconhecimento de semelhanças biológicas baseadas na intuição, nos usos ou em outras considerações práticas que os seres humanos fazem dos demais organismos. De acordo com Berlin (1992), as particularidades tipológicas substanciais e estruturais de diversas classificações etnobiológicas podem ser explicadas pela apreciação perceptual e inconsciente por parte do ser humano das afinidades naturais dos organismos; e ele reconhece que a arquitetura cognoscitiva é fundamental para reconhecer padrões na natureza que permitam classificar os organismos. Com efeito, muitas culturas conseguiram reconhecer essas afinidades naturais entre os organismos, apesar de eles crescerem em ambientes diferentes ou terem usos diferentes.

2.2 Sistemas artificiais

São baseados em características intrínsecas, usualmente presentes na morfologia externa e, portanto, conspícuas e fáceis de observar. O exemplo mais conhecido é o sistema de classificação das plantas de Lineu, baseado no número, disposição e aparência dos órgãos sexuais, especialmente dos estames e carpelos. Lineu (citado por FOUCAULT, 2002, p. 141) reconheceu que “os sistemas artificiais são absolutamente necessários”. E tinha razão, no sentido de que foram necessários para cumprir com a fase descritiva da biologia, a partir da qual foram desenvolvidos os sistemas naturais ou surgiram hipóteses de semelhança que ainda ocupam os sistemas contemporâneos.

2.3 Classificação pré-evolutiva e origens dos sistemas naturais

Os sistemas de classificação pré-evolutiva fundamentaram-se na *Scala naturae* ou *Grande cadeia do ser* e no essencialismo de Platão e Aristóteles (HOPWOOD, 1957; HULL, 1965). A *Scala* ordena os objetos em uma série linear, progressiva e ascendente, que ao mesmo tempo é contínua à medida que não existem espaços entre um degrau e outro (Fig.

1 a); fundamenta-se no princípio platônico de plenitude, perfeição ou superioridade, e no princípio aristotélico de continuidade (LOVEJOY, 1936). Essa construção predominou de maneira intermitente na história da biologia até o século XVIII; por exemplo, Bonnet (1720-1793) classificou a natureza baseado em uma linearidade contínua que ascende do fogo até o homem (O'HARA, 1996). Sendo o ser humano o ápice desses sistemas, grande parte da classificação pré-evolutiva dos organismos foi antropocêntrica e zoocêntrica; a classificação das plantas precisou esperar séculos após as primeiras tentativas nas obras de Plínio O Velho, Dioscórides, Teofrasto e Alberto Magno. Um exemplo similar a uma *Scala* em plantas é encontrado na obra de Lamarck (STEVENS, 1994). Com respeito à forma de classificação de Bonnet, Foucault acrescenta:

Também implica que esta “evolução” mantém intacta a relação que existe entre as diferentes espécies: se uma delas, ao aperfeiçoar-se, atinge o grau de complexidade que já possui a de grau imediatamente superior, ela, contudo, não se reúne com aquela, uma vez que, levada pelo mesmo movimento, precisou aperfeiçoar-se em uma proporção equivalente: “*Haverá um progresso contínuo e mais ou menos lento de todas as espécies em direção a uma perfeição superior, de modo que todos os graus da escala serão continuamente variáveis por uma relação determinada e constante*”. (FOUCAULT, 2002, p. 152, itálicas nossas para destacar o texto de Bonnet).

Qualquer tentativa de traçar hierarquias nesses tipos de esquemas lineares é subjetiva, uma vez que são *sistemas* formados por partes conectadas e contíguas entre si, seja em forma de escada (Fig. 1 a), estrela, círculo (Fig. 1 b), mapas, escalas, etc. (O'HARA, 1996). Esses *sistemas* prevaleceram nos períodos pré-evolutivos e diferem das *classificações* em que estas últimas são necessariamente hierárquicas, à medida que são construídas por conjuntos e subconjuntos (Fig. 1 d-f). O descobrimento de organismos aparentemente intermediários entre um e outro nível da *Scala* — por exemplo, os chamados *zoófitos* no século XVIII (atualmente *Hydra viridis*) — cumpriu o papel de preencher as aparentes brechas na continuidade da natureza, ao conectar o que até então permanecia desconexo, as plantas e os animais, àquelas abaixo destes na *Grande cadeia do ser* de Bonnet.

Um caso especial derivado da *Scala* é a chamada *Árvore de Porfírio*. Porfírio (232-304 A. C.), a quem alguns autores atribuem a fundação do neoplatonismo (cf. PANCHEN, 1992), retomou as categorias de Aristóteles e identificou o que podemos homologar com *gênero, espécie, diferença, próprio e acidente* (Fig. 2); sua *Árvore* é um diagrama que mostra a relação de subordinação em uma série descendente ao longo de seu tronco, que vai da substância até o homem. Em cada um dos seis níveis, existem duas ramificações contrárias, baseadas na presença ou ausência de uma característica particular (Fig. 2 A); nos seis níveis estruturais é possível detectar não apenas níveis hierárquicos (Fig. 2 B), mas também as características únicas que, por sua presença, definiriam a hierarquia implícita (Fig. 2 C). Esse tipo de árvore predominou na Idade Média (NELSON; PLATNICK,

1981) e já antecipava um problema recorrente na história da classificação biológica: o reconhecimento de grupos com base na *ausência* de características, os chamados grupos *não-A*, em contraposição aos grupos *A*, formados pela presença ou evidência positiva de características (ver, por exemplo, ELDREDGE; CRACRAFT, 1980)². Na Árvore de Porfírio está implícito que aquelas entidades baseadas em ausências (incorpóreas, inanimadas, insensíveis, irracionais e imortais; Fig. 2) formavam pontos cegos na classificação.

A abordagem de Bonnet encontrou entre os naturalistas franceses do século XVIII, especialmente Daubenton, seus mais fortes críticos, porque, apesar de que muitos deles (particularmente Buffon) aceitavam que não havia brechas na natureza, consideravam que em vez de ordenar os animais de maneira linear, suas afinidades deviam ser representadas como redes de linhas divergentes (APPEL, 1987).

Em qualquer caso, a abordagem historiográfica da classificação biológica anterior ao século XVIII foi descrita por Foucault como:

a necessidade de registrar como fatos de observação os conflitos (...) entre os partidários do método e os do sistema; a obrigação de repartir o saber em dois segmentos que se embaralham, apesar de serem estranhos um ao outro: o primeiro define-se pelo que já se sabia bem (a herança aristotélica ou escolástica, o peso do cartesianismo, o prestígio de Newton), o segundo pelo que ainda não se sabia (a evolução, a especificidade da vida, a noção de organismo) e, sobretudo, a aplicação de categorias que são rigorosamente anacrônicas com respeito a este saber. Existe o desejo de fazer histórias da biologia no século XVIII, mas não se percebe que a biologia não existia e que sua linha de saber, que nos é familiar há mais de cento cinquenta anos, não é válida em um período anterior. E se a biologia era desconhecida, isso tinha uma razão muito simples: a própria vida não existia. A única coisa que existia eram os seres vivos, que apareciam através das grades do saber constituídas pela história natural (FOUCAULT, 2002, p. 128).

Na época de Bonnet, já tinham sido utilizados esquemas alternativos de classificação como, por exemplo, os resumos à maneira de quadros sinópticos de Wilkins (1668). Wilkins empreendeu a tarefa de classificar todos os componentes do universo (linguagens, plantas, animais, rochas, meteoros, metais, entre outros) em quase quarenta categorias ou *gêneros*, além de analisar a natureza dos *gêneros*³ e suas *diferenças*. A classificação dos seres vivos foi a contribuição que o naturalista John Ray e o zoólogo Francis Willoughby fizeram à sua obra. Depois de um grupo geral de seis gêneros (transcendental geral, transcendental misto, relação transcendental de ação, discurso, deus e mundo), seguem

² Os sistemas contemporâneos de classificação biológica baseados em filogenia procuram não admitir grupos formulados a partir de características “negativas” (isto é, ausência de características), tais como Apterygota, invertebrados ou plantas não vasculares; a tendência atual é a reconhecer apenas os grupos, baseados na posse de evidência positiva.

³ Não no sentido biológico, mas no sentido ontológico.

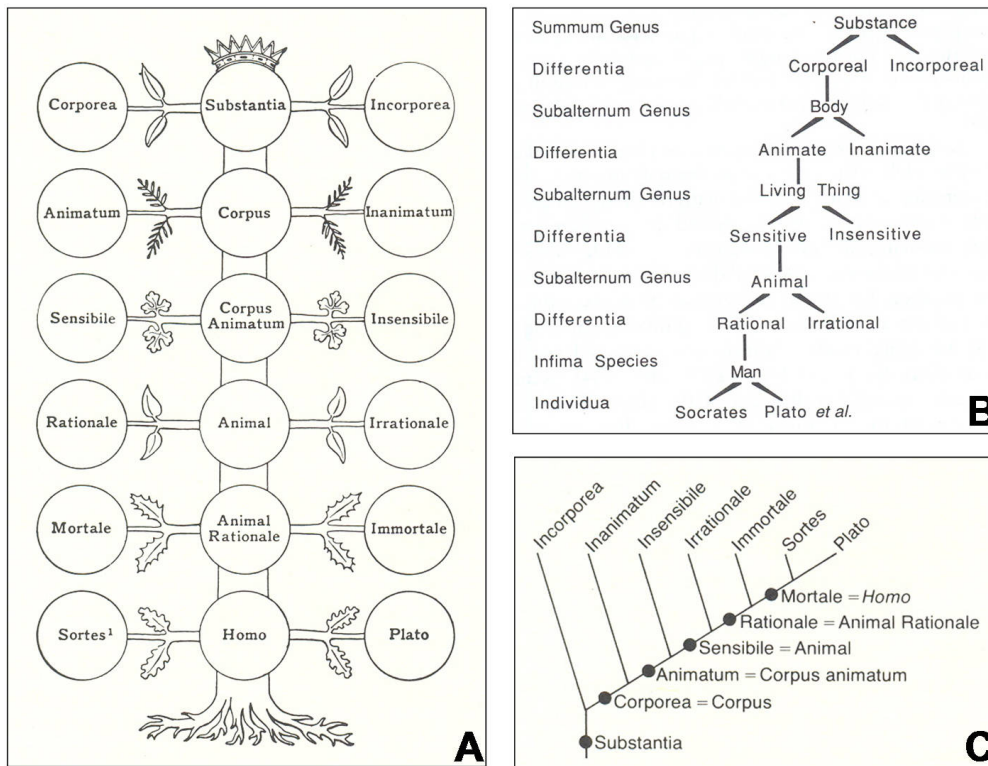


Figura 2: Árvore de Porfírio, níveis hierárquicos e componentes estruturais derivados dela. A. Árvore de Porfírio com seis níveis de ramificação; é importante observar que em cada nível existe um ramo positivo (caracterizado pela presença de algum traço ou característica) e seu correspondente ramo negativo (caracterizado pela ausência do traço correspondente). B. Árvore em forma dicotômica e níveis hierárquicos correspondentes. C. Seis componentes estruturais da árvore, indicados ao modo de cladograma. A e C, tomados de Nelson & Platnick (1981). B, tomado de Panchen (1992).

cinco grupos: *substance*, *quantity*, *quality*, *action* e *relation*. Os seres vivos foram agrupados — junto com os elementos, as rochas e os metais — dentro do grupo *substance*. As plantas foram subdivididas em cinco gêneros, três deles correspondentes a ervas, classificadas de acordo com as folhas, flores e frutos, seguidas por arbustos e árvores. Por sua vez, os animais foram classificados em quatro gêneros (“exanguious”, peixes, aves e bestas). É importante destacar duas categorias adicionais, agrupadas sob o critério de *partes* (partes peculiares e partes gerais) às quais Wilkins dedica todo o capítulo VI de sua obra. Com esse critério, Wilkins classifica características biológicas, e não grupos taxonômicos, da seguinte maneira: as partes peculiares subdividem-se em duradouras, anuais e frutos (em plantas) e partes que servem para nadar, voar ou caminhar (em animais). As partes gerais, restritas, segundo Wilkins, aos animais, são definidas como gerais por serem

mais comuns ao tipo como um todo, ou pelo menos [aos] tipos mais perfeitos, como os animais [beasts] e os homens ... como o leite, a medula, os ossos, as cartilagens, os dentes, o úbere, as costelas, o umbigo..., que não são comuns a todos os tipos de insetos, peixes e pássaros (WILKINS, 1668, p. 174).

No final do século XVIII, autores como C. Lineu, J. P. de Tournefort ou C. de Buffon

tinham “começado a dizer, finalmente, o que sempre tinha sido visível, mas que havia permanecido mudo” (FOUCAULT, 2002, p. 133), o que favoreceu o surgimento de sistemas como os de A. L. Lamarck, A. L. de Jussieu, A. P. de Candolle e M. Adanson. Este último autor recorreu, pela primeira vez, ao princípio de utilizar tantas características intrínsecas quanto fosse possível na classificação, todas de igual valor, e estabeleceu assim os preceitos básicos para o que veio a ser a escola fenética do século XX (ver mais adiante).

O aumento no número de características na classificação impôs a necessidade de aumentar os intervalos taxonômicos com a finalidade de hierarquizar de maneira mais precisa aquelas características presentes em dois ou mais gêneros, mas que não estivessem nos outros gêneros da classe correspondente. Por exemplo, a introdução da categoria família na classificação vegetal precisou de menos de uma década entre o *Genera plantarum* de Lineu (1754) e a obra *Familles des plantes* de Adanson (1763). Novas categorias foram acrescentadas posteriormente, até chegar às aceitas nos códigos de nomenclatura vigentes.

No final do século XVIII e início do século XIX surgem os sistemas naturais, que pretendiam refletir a ordem natural dos organismos por meio do uso de características intrínsecas, muitas vezes essenciais, que usualmente representavam relações de forma e revelavam as afinidades naturais. Diferentemente dos sistemas artificiais, um sistema natural não se cria, senão que se descobre (GHISELIN, 1997) e agrupa os objetos segundo um número comparativamente pequeno, mas correlacionado, de características que representam a *essência* mediante o *arquétipo*. Portanto, as classificações naturais são aristotélicas (CROWSON, 1970, p. 21) e seus representantes consideram-se essencialistas (p. e. Cuvier) ou morfologistas-idealistas (p. e. Goethe, von Baer, Agassiz ou R. Owen), embora a linha divisória entre uns e outros não seja precisa (cf., por exemplo, RIDLEY, 1986 *versus* MAHNER; BUNGE, 1997). Nesse contexto é que surge o famoso debate Cuvier-Geoffroy, que, evidentemente, teve influência nos princípios de classificação. A obra *Philosophie anatomique* de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1818, citada por APPEL, 1987) inicia uma nova era na biologia, especialmente pela introdução do conceito de homologia:

Para Geoffroy e outros anatomistas filosóficos, as partes homólogas eram aquelas partes de animais diferentes que eram “essencialmente” as mesmas, muito embora tais partes pudessem ter formas diferentes e funções diferentes (APPEL, 1987, p. 69).

Geoffroy defendeu o uso da racionalidade na classificação e detectou a necessidade de ir além da classificação dos organismos, que ele considerava não como um fim, mas como um meio para levantar mais perguntas na investigação em biologia; para ele e seus mentores Buffon e Daubenton, as classificações eram arbitrárias, insuficientes para refletir a natureza e nem sempre necessárias (APPEL, 1987). Cuvier, pelo contrário, considerava imprescindível criar uma classificação única por meio da subordinação

de características, determinada por considerações funcionais. Em qualquer caso, os sistemas artificiais lineanos foram finalmente abandonados. Appel assinala:

Buffon havia resistido à difusão, em Paris, do uso dos binômios latinos e da hierarquia de classes, ordens, gêneros e espécies de Lineu. Os principais botânicos parisienses, embora adotassem a nomenclatura de Lineu, concordavam com Buffon em rejeitar o sistema de classificação artificial de Lineu — sistema para a identificação de plantas baseado em características externas (número, tamanhos relativos e posições dos estames e dos pistilos) que era conveniente para o uso, mas não visava a expressar as verdadeiras relações das plantas entre si. Os botânicos franceses propuseram, em vez disso, um sistema “natural” de classificação baseado nas reais afinidades das plantas. O trabalho mais bem sucedido foi o de Antonie-Laurent de Jussieu, que alicerçou as famílias em *Genera Plantarum* (1789) sobre a “subordinação de características”, de acordo com sua significação funcional (APPEL, 1987, p. 15).

Com a premissa de que o mundo vivo é um *continuum* de formas não suscetível a agrupamentos discretos, A. L. de Jussieu é o fundador da classificação natural em botânica (STEVENS, 1994); sua obra estendeu-se ao longo do século XIX, principalmente por meio de A. P. de Candolle, e, segundo Appel, convenceu Cuvier da possibilidade de elaborar uma classificação natural em zoologia:

Cuvier passou a acreditar que, se a escolha dos caracteres empregados para delimitar os grupos fora reformada de acordo com princípios racionais, os animais seriam classificados não de acordo com alguns poucos caracteres externos escolhidos arbitrariamente, mas de acordo com suas verdadeiras afinidades, que seriam reveladas aos zoologistas pela anatomia comparativa (APPEL, 1987, p. 33).

Como botânico, A. P. de Candolle preferiu mais a qualidade das características na obra de Jussieu do que à quantidade de características na obra de Adanson, como alternativa para o sistema de classificação artificial de Lineu. Segundo Appel (1987), de Candolle e sua escola franco-suíça iniciam uma nova “*botânica filosófica*”⁴, que se ocupou de examinar não apenas os sistemas de classificação da época e de propor outros, mas também de estudar processos atípicos, tais como duplicação ou aborto de órgãos, metamorfose e monstruosidades nas plantas. Entretanto, Lamarck enfrentava-se com o problema de buscar agrupamentos naturais em ausência de brechas na natureza e rejeitava, de maneira explícita, a *Scala naturae*, apesar de que suas teorias evolutivas sugerem que, mais do que uma rejeição, foi uma redefinição ao modo de “marcha da natureza”:

⁴ Em um sentido completamente diferente ao da *Philosophie botanique* de Lineu.

Lamarck explicou a hierarquia dos organismos pela interação de dois fatores, o primeiro deles sendo uma tendência inerente ao aumento da perfeição da organização. Se apenas essa tendência estivesse em ação, os animais poderiam de fato ser arranjados em uma escala linear de complexidade crescente. As anomalias da escala eram o resultado do segundo fator, o uso e a falta de uso dos órgãos... Assim, como o historiador Daudin há muito observou, a evolução de Lamarck pode ser considerada como uma maneira de salvar a cadeia dos seres por meio da explicação de seus desvios aparentes (APPEL, 1987, p. 51).

Com a teoria da evolução, é estabelecida uma condição *sine qua non* para a classificação: a ancestralidade em comum (ver Padian, 1999, dentre outros). Assim, as classificações não só continuavam sendo naturais, mas, além disso, baseadas em características com um forte conteúdo evolutivo:

As características específicas — isto é, as características que passaram a distinguir-se desde que as várias espécies do mesmo gênero derivaram de um ancestral comum [*common parent*] — são mais variáveis do que as características genéricas, ou que aquelas que foram há muito herdadas e que não se diferenciaram nesse mesmo período (DARWIN, 1859, p. 168).

Desde a primeira aurora da vida, constatou-se que todos os seres orgânicos se assemelham uns aos outros, de modo que eles podem ser classificados em grupo, sob grupos. Evidentemente, essa classificação não é arbitrária como são os agrupamentos das estrelas em constelações (DARWIN, 1859, p. 411).

... a organização dos grupos de cada classe, na devida subordinação e na devida relação com outros grupos, deve ser estritamente genealógica, a fim de ser natural; mas a quantidade de diferenças nos vários ramos ou grupos, embora associados no mesmo grau de sangue a seu progenitor comum, pode diferir grandemente, devido a diferentes graus de modificação pelos quais tais ramos ou grupos passaram; e isso se expressa pelas formas sendo classificadas sob diferentes gêneros, famílias, seções ou ordens (DARWIN, 1859, p. 420).

Ao mesmo tempo, perdiam valor classificatório as semelhanças superficiais entre os organismos, originadas por convergências ou paralelismo, e que usualmente são o resultado de processos de adaptação. Dessa forma, as classificações biológicas passaram a fazer parte das classificações científicas que, de acordo com Ghiselin (1987), caracterizam-se por serem etiológicas, e não fenomenológicas:

Pode-se ter pensado (na Antiguidade, se pensava) que aquelas partes da estrutura que determinavam os hábitos de vida e o lugar geral de cada

ser na economia da natureza seriam de alta importância na classificação... Essas semelhanças, embora muito intimamente conectadas com toda a vida do ser, são classificadas como meramente “características adaptativas ou analógicas... Pode-se até criar uma regra geral segundo a qual quanto menos qualquer parte da organização estiver implicada em hábitos especiais, mais importante ela se torna para a classificação... Mas sua importância para a classificação, acredito eu, depende da sua maior constância através de grandes grupos de espécies; e essa constância depende de tais órgãos terem estado em geral sujeitos a menos mudanças na adaptação das espécies às suas condições de vida. Que a mera importância fisiológica de um órgão não determina seu valor classificatório é algo que se demonstra pelo simples fato de que em grupos associados nos quais o mesmo órgão, como temos todos os motivos para supor, têm aproximadamente o mesmo valor fisiológico, seu valor classificatório é amplamente diferente (DARWIN, 1859, p. 414-415).

3 As escolas modernas de sistemática e a classificação biológica

A incorporação da teoria da evolução na classificação levou a um aumento significativo dos sistemas de classificação durante a segunda metade do século XIX e a primeira do século XX, assim como ao surgimento da Escola de taxonomia evolutiva, a partir da qual foram construídas árvores genealógicas que incorporavam na classificação tanto o vetor tempo (usualmente inferido a partir dos registros fósseis) como a distância patristica, ou seja, a maior ou menor divergência estrutural dos grupos. Embora suscetíveis de hierarquização, esta foi construída mediante o emprego de características tanto primitivas como derivadas e, em muitos casos, com base em semelhanças causadas por convergência ou paralelismo. Consequentemente, essa escola reconheceu tanto grupos *monofiléticos* (aqueles que incluem *todos* os membros provenientes de um único ancestral e o próprio ancestral) como *parafiléticos* (nos quais seus membros provêm de um único ancestral, mas nem todos eles fazem parte do grupo; Fig. 1d); e ainda grupos *polifiléticos* (cujos membros provêm de dois ou mais ancestrais).

Em meados do século XX, surgiu uma segunda escola, chamada fenética, de taxonomia numérica ou neo-adansoniana, dado que seus membros resgataram a tese de Adanson (1727-1806) de incluir na classificação tantas características quanto fosse possível e de atribuir a elas o mesmo peso, com a finalidade de eliminar qualquer risco de arbitrariedade ou subjetividade; é daí que vem a expressão “semelhança total”. Os métodos dessa escola contêm uma alta carga de operacionalismo, mas um conteúdo limitado ou nulo no que diz respeito a mudanças evolutivas das características; além disso, os agrupamentos são baseados em índices numéricos de semelhança (Fig. 1c)⁵.

⁵ A escola cladística, que será explicada em seguida, vem recorrendo a métodos numéricos próprios da escola fenética para analisar a grande quantidade de dados obtidos a partir das sequências de DNA,

Devido a que os resultados do agrupamento não estão baseados na distribuição de características, mas sim em índices de semelhança, torna-se subjetivo traçar limites taxonômicos entre os agrupamentos obtidos e, portanto, essa escola teve um impacto limitado nos sistemas de classificação. A esse respeito, Wagner assinala:

Como as características não têm valores intrínsecos óbvios, uma tendência comum hoje é a de simplesmente considerar todas as características igualmente, abordagem atribuída a Michael Adanson (WAGNER, 1969, p. 70).

Nessa mesma época surge uma terceira escola, a sistemática filogenética ou cladística, que foi, sem dúvida, a que maior influência exerceu sobre a classificação biológica atual. Os grupos monofiléticos são os únicos reconhecidos por esta escola. As classificações resultantes dos organismos são um resultado *a posteriori* da reconstrução filogenética e, portanto, estão construídas diretamente a partir das características que, ao mesmo tempo, permitem agrupar e diferenciar. Ou seja, as características são derivadas e compartilhadas, ou sinapomorfias. Portanto, um resultado é a análise das características, uma vez que se consegue discriminar quais são primitivas ou plesiomórficas e quais são derivadas ou apomórficas; quais estão isentas de homoplasia e quais não; quais são compartilhadas e quais são únicas; exige, além disso, que para cada característica sejam propostos seus estados ou condições homólogas, e um ou mais eventos de transformação entre esses estados. As características utilizadas são intrínsecas e usualmente neutras em termos de conteúdo adaptativo; a esse respeito, vários autores contemporâneos (p. e. SOBER, 1993) renovam a tese de Darwin no sentido de que as características adaptativas não necessariamente são úteis para reconstruções filogenéticas.

Um critério operacional adicional da cladística baseia-se na parcimônia, entendida como uma regra de inferência mais do que como um pressuposto empírico a respeito da realidade, com base na justificativa de que, ao minimizar hipóteses *ad hoc* de *não homologia*, maximiza-se o poder explicativo dos dados (KLUGE, 2005). Portanto, é a congruência das características, e não a quantidade de características, que otimiza a informação filogenética. Ao final da análise, as hipóteses de relações filogenéticas são expressadas em forma de diagramas (cladogramas) que representam eventos sucessivos de ramificação ao longo do tempo, a partir dos quais se extrai a subordinação de uns grupos em outros (Fig. 1e); os cladogramas não contêm informação direta sobre distâncias patrísticas. O cladograma da Fig. 1e traz o maior conteúdo de informação quanto às características utilizadas e à subordinação dos grupos monofiléticos. Contudo, nem todas as análises filogenéticas conduzem à classificação que pode ser derivada delas, seja pela natureza hipotética das análises, pela falta de resolução apropriada ou pelo desinteresse do pesquisador em refinar classificações anteriores.

com o risco de que a aplicação de métodos alheios à cladística afetem seus fundamentos lógicos; autores como Wägele (2005), já falam em cladística fenética.

Vários autores (p. e. DUPRÉ, 1999) reconhecem um conflito entre alguns dos principais objetivos da classificação (singularidade, predição, estabilidade, coesão e consistência), uma vez que é difícil (e para alguns impossível) classificar táxons em constante variação e, portanto, difícil ou impossível compilar em um único sistema de classificação e comunicar a informação contida no sistema. O valor preditivo de uma classificação está restrito àquelas características conhecidas em táxons conhecidos; não se pode prever o aparecimento de novas características nem o destino biológico dos táxons atuais. Não obstante, se essa classificação for baseada em hipóteses de relações filogenéticas, a própria classificação passa a fazer parte de um processo hipotético-dedutivo que, paradoxalmente, busca a desestabilização, na medida em que se acrescenta a necessidade de verificar as hipóteses de parentesco, que estão longe de ser dogmas ou leis biológicas. Portanto, procurar como *resultado final* uma classificação biológica baseada em filogenia envolve uma contradição fundamental, o que não impede, é claro, que essa classificação, como *produto intermediário*, possa ser retroalimentada e otimizada por meio das análises filogenéticas (por exemplo, ver Tabela I).

De acordo com Eldredge & Cracraft (1980, p. 239), não é apropriado nem recomendável utilizar classificações evolutivas, uma vez que a estrutura lógica das hierarquias lineares e sua aplicação nas árvores filogenéticas torna impossível expressar de maneira simultânea tanto as relações genealógicas como as de similitude geral; em seguida, estes autores recomendam que as classificações devam ser baseadas em cladogramas, para que sirvam como sistemas gerais de referência em biologia. As classificações baseadas em cladogramas permitem sintetizar e recuperar informação relacionada com os *padrões* de diversificação; ao mesmo tempo, podem orientar a busca pelos *processos* que causaram essa diversificação, por meio da cladística de processos, embora isso não justifique a importância desmedida que se tem pretendido dar a elas, já que, como argumenta Brady (1985), a análise de padrões é independente da teoria da evolução. Por outro lado, é preciso acrescentar que os métodos filogenéticos permitem a incorporação das homoplasias (características ‘imperfeitas’ ou ‘imperfeitamente conhecidas’, ou que não cumprem rigorosos critérios de homologia) e que devido à operatividade do método essas características proporcionam informação parcial, mas ‘necessária’, para aumentar a resolução nos cladogramas; conseqüentemente, grande parte da classificação biológica atual, construída a partir de cladogramas, está baseada em homoplasias ou em características cuja homologia continua sendo questionável.

3.1 Redes e causalidade

A reticulação complica os agrupamentos tanto de táxons (p. e. hibridação; Figs. 1f, 3A) como intra-individuais ou transformacionais (p. e. redes de genes interatuantes; Fig. 3B; ver mais adiante). Não obstante, Sattler (1986) reconhece que as redes — mais do que as hierarquias — podem ser uma representação mais adequada, embora mais

Classificação 'pré-molecular'	Classificação atual
Família <i>Hylobatidae</i>	Família <i>Hylobatidae</i>
Gênero <i>Hylobates</i>	Gênero <i>Hylobates</i>
Família <i>Pongidae</i>	Família <i>Hominidae</i>
	Subfamília <i>Pongidae</i>
Gênero <i>Pongo</i>	Gênero <i>Pongo</i>
	Subfamília <i>Gorillinae</i>
Gênero <i>Gorilla</i>	Gênero <i>Gorilla</i>
	Subfamília <i>Homininae</i>
	Tribo <i>Panini</i>
Gênero <i>Pan</i>	Gênero <i>Pan</i>
Família <i>Hominidae</i>	Tribo <i>Hominini</i>
Subfamília <i>Australopithecinae</i>	Subtribo <i>Australopithecina</i>
Gênero <i>Ardipithecus</i>	Gênero <i>Ardipithecus</i>
Gênero <i>Australopithecus</i>	Gênero <i>Australopithecus</i>
Gênero <i>Kenyanthropus</i>	Gênero <i>Kenyanthropus</i>
Gênero <i>Orrorin</i>	Gênero <i>Orrorin</i>
Gênero <i>Paranthropus</i>	Gênero <i>Paranthropus</i>
Gênero <i>Sahelanthropus</i>	Gênero <i>Sahelanthropus</i>
Subfamília <i>Homininae</i>	Subtribo <i>Hominina</i>
Gênero <i>Homo</i>	Gênero <i>Homo</i>

Tabela 1 – Comparação entre dois esquemas de classificação dos hominídeos. Importante notar a maior informação de relações genéricas (por exemplo, entre Pan e Homo) no esquema da direita (tomado de Wood & Constantino, 2004).

complexa, da natureza, e que as hierarquias ou sistemas circulares ou lineares são uma versão simplista e empobrecida das redes, uma vez que ignoram algumas relações ou interações. Portanto, a causalidade seguiria um padrão de redes (*causalidade reticulada*) nas quais é difícil ou impossível reconhecer subordinação (Figs. 1 f, 3). Sattler (1986) reconhece pelo menos nove consequências do que ele denomina *pensamento reticulado*, quatro das quais guardam relação direta com a classificação:

- (1) as redes envolvem integração estrutural e funcional;

- (2) estudar a rede em seu conjunto é requisito para entender as partes; os estudos tradicionais de apenas uma parte isolada da rede são de utilidade limitada para entender a rede em seu conjunto;
- (3) o pensamento reticulado envolve as bases da pesquisa em biologia e, portanto, tem efeitos profundos nas perguntas que se faz em pesquisa, nos experimentos por realizar e nos prospectos de novos programas de pesquisa;
- (4) seguindo Wuketits (1978, citado por SATTLEER, 1986), a teoria sintética da evolução está limitada pela noção de causalidade linear e, portanto, a causalidade reticulada proporciona uma explicação mais completa da evolução, uma vez que considera as interações do sistema em sua totalidade, tanto em seus aspectos internos como externos.

4 Conceitos e classificação de genes

O conceito de gene foi utilizado pela primeira vez por W. Johansen em 1909 para descrever unidades discretas cuja função é a herança de características. Um gene é uma sequência de nucleótidos que, ao ser transcrita e traduzida, codifica para uma proteína funcional; está formado por éxons, íntrons e regiões não transcritas e sua sequência de nucleótidos transcrita é unidirecional a partir de um extremo inicial 5' até um extremo final 3'. Os genes variam em tamanho, localização no genoma, sequência de nucleótidos e função, razão pela qual esses critérios têm sido utilizados para classificá-los. Contudo, esses critérios ainda não foram desenvolvidos extensamente, devido principalmente ao número e à ampla diversidade do tipo de sequências que é preciso classificar, o que se intensificou recentemente com o descobrimento de sequências curtas no genoma que são transcritas mas não se traduzem em proteínas.

Com os avanços da biologia molecular e da biologia do desenvolvimento, o conceito de gene tem se modificado, sendo substituído por um mais dinâmico, uma vez que se sabe que os genes, além de sofrerem mutações, rearranjam-se, duplicam-se, ou perdem sua funcionalidade e transformam-se em pseudogenes. Portanto, estudar a evolução dos genes revela-se muito mais complexo, devido a que esses processos (rearranjos, duplicações, mudanças de funcionalidade, etc.) ocorrem *dentro* de um mesmo indivíduo e, inclusive, *dentro* de um mesmo genoma. Assim, a unidade na evolução orgânica (a espécie) mantém-se um indivíduo, mas cada um dos milhares ou milhões de genes de um organismo também possuem sua própria individualidade e seu próprio destino evolutivo e, conseqüentemente, a seleção natural — ou qualquer outro fator com capacidade de modificar o destino evolutivo — tem duas escalas de ação possíveis, mas independentes: a *organísmica* e a *gênica*. Portanto, inferir a evolução das linhagens de

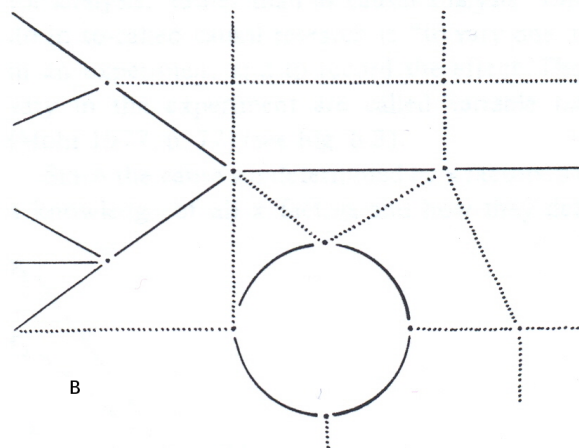
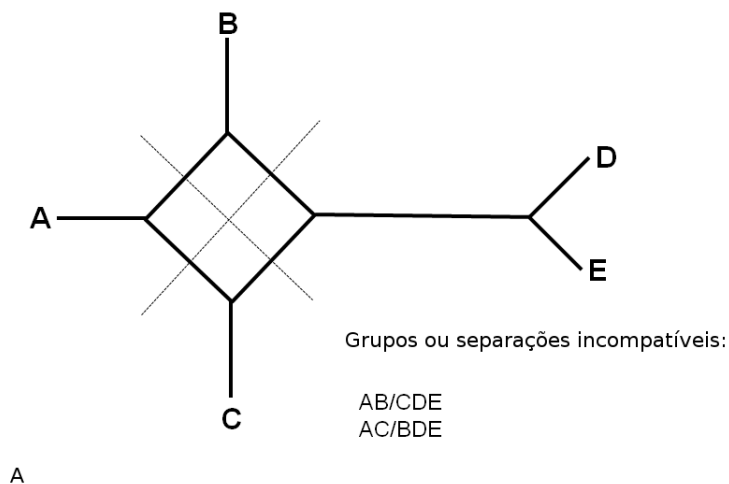


Figura 3: Dois diagramas que representam sistemas reticulados. **A.** Diagrama reticulado com agrupamentos incompatíveis, devido a que algumas características sustentam o agrupamento AB/CDE, enquanto outras sustentam o agrupamento AC/BDE, o que indica que as hipóteses de homologia de características são inconsistentes. (Tomado de Wägele, 2005). **B.** Rede hipotética de interações **robustas** (linhas sombreadas) e **fracas** (linhas interrompidas). As interações **robustas** constituem a base tanto da causalidade linear hierárquica como da causalidade circular, enquanto as interações robustas e fracas **em seu conjunto** representam a causalidade na rede (Tomado de SATTLE, 1986, p. 131; ênfase nossa).

genes é uma tarefa muito mais complicada do que a dos próprios organismos dos quais fazem parte. Esta dificuldade radica em três problemas fundamentais:

- (1) o problema da *identidade* da unidade gênica;
- (2) o problema dos *critérios de homologia* entre genes; e
- (3) o problema de que a evolução dos genes é *independente* da evolução dos organismos.

A esse respeito, Hull destaca:

Mas de acordo com Eldredge e Gould (1972), a maior parte das espécies não pode mudar muito ao longo de sua existência. Assim, elas não conseguem evoluir. Porém, como os genes e organismos, elas formam linhagens, e essas linhagens evoluem (HULL, 1980, p. 328).

4.1 Duplicação de genes: ortólogos, parálogos e a confusão se instala

A duplicação de genes dificulta sua identificação e reconhecimento, uma vez que interrompe a relação 1:1 entre genes e táxons (Fig. 4). A distinção entre genes ortólogos (genes homólogos interindividuais que resultam de eventos de especiação) e parálogos (genes homólogos que resultam de eventos de duplicação dentro de um indivíduo), embora crucial para entender as relações evolutivas dos genes, somente é possível por meio de uma análise filogenética que inclua todas as cópias desses genes em um amplo espectro taxonômico, uma tarefa dispendiosa e experimentalmente pouco trivial. Consequentemente, a identidade de um gene é reconhecida na prática pela semelhança da sua sequência com a de outros genes, um critério insuficiente para sustentar hipóteses de homologia entre sequências (GOGARTEN; OLENDZENSKI, 1999). Numerosos estudos demonstram que genes que compartilham um ancestral comum podem ser divergentes em sequência e terem adquirido funções novas (p. e. KRAMER et al. 2004; IRISH; LITT, 2005; PUEYO; COUSSO, 2005, entre outros). Contrastando com isso, genes que não compartilham um ancestral comum podem adquirir/codificar de forma independente motivos protéicos similares e podem ser recrutados para as mesmas funções (YAN et al. 2004). O aumento no número de cópias de genes devido a processos de duplicação aumenta a *paisagem* para o aparecimento de novas funções (neofuncionalização), a redistribuição de funções originais em diferentes parálogos (subfuncionalização), ou o surgimento de pseudogenes sem função aparente (OHNO, 1970; FORCE et al. 1999; THORNTON; DESALLE, 2000), o que complica a classificação de genes mediante critérios funcionais.

4.2 Famílias de genes

Uma família de genes refere-se a um grupo de ortólogos em uma ampla faixa taxonômica (Fig. 4), cujas proteínas codificam domínios específicos conservados. Por exemplo, as quinases, ATPases e alguns fatores de transcrição, como os do tipo MADS-box (ÁLVAREZ-BUYLLA et al. 2000), HOX (AMORES et al. 1998; LEMONS; MACGINNIS, 2006) e PAX (KOZMIK, 2005), formam famílias de genes eucariontes, cuja sequência de nucleotídeos, embora variável (especialmente em seus extremos 5' e 3'), possui domínios comparáveis (especialmente em sua região codificante). Uma família de genes pode manter-se como cópia única nos táxons onde está presente, apesar de que a condição mais comum é que, devido a eventos de duplicação, não exista correspondência 1:1 entre número de genes e táxons (Fig. 4). Também é frequente que à diversificação de

uma linhagem de genes sejam atribuídas especializações funcionais que resultam em modificações morfológicas, que por sua vez estão intimamente ligadas com a diversificação dos organismos que as possuem. Tem havido, então, um interesse crescente em estudar funcionalmente grupos de genes que compartilham um ancestral comum em diferentes grupos taxonômicos, assim como a necessidade de agrupá-los e classificá-los.

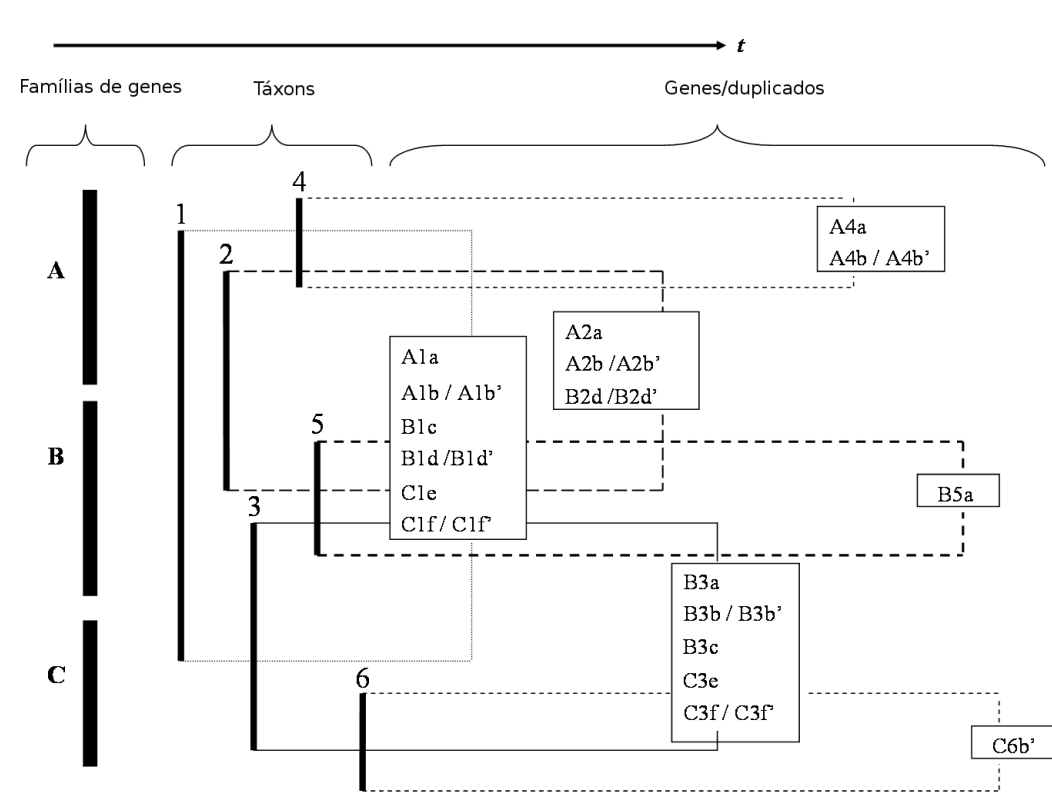


Figura 4: Diagrama que ilustra três famílias de genes (A, B, C), 6 táxons (1-6) e 26 genes ou suas cópias. A incorporação de táxons interrompe a subordinação direta entre as famílias de genes e os genes ou suas cópias. A intersecção dos táxons 1, 2 e 3 com pelo menos duas famílias de genes deve-se a que os eventos de diversificação de famílias de genes precederam a diversificação taxonômica. Eventos posteriores de duplicação aumentam o número de genes em cada táxon. Cada gene único ou cada gene duplicado podem prosseguir seus próprios destinos evolutivos. A correspondência de letras minúsculas (a-f) denota ortologia, enquanto a notação a,a' (por exemplo) indica paralogia entre as cópias correspondentes. Nem as famílias de genes, nem os táxons, nem os genes ou suas cópias proporcionam, por si só, critérios suficientes de classificação, e mostram-se incongruentes entre si.

Entre outras categorias que foram propostas com o ânimo de reunir grupos maiores ou mais específicos de genes e suas proteínas correspondentes estão as superfamílias e as subfamílias de genes-proteínas. As superfamílias de genes parecem ser apenas um superlativo para agrupar de maneira arbitrária um número elevado de genes. Não existem parâmetros, regras ou distinções explícitas para diferenciar uma família de uma superfamília de genes. Em pouquíssimos casos, é possível distinguir superfamílias e famílias de acordo com os diferentes domínios protéicos que se mantêm em grandes grupos (superfamílias) e outros adicionais que somente são encontrados em um grupo ou outro de genes (famílias); contudo, essa distinção também é arbitrária. As superfamílias

não são comparáveis às hierarquias taxonômicas tradicionais, uma vez que não é clara uma universalidade maior das superfamílias com respeito às famílias de genes. Por sua vez, as subfamílias de proteínas foram propostas para agrupar proteínas relacionadas evolutivamente, e que, adicionalmente, possuem a mesma função (THOMAS et al. 2003; MI et al. 2005; PANTHER - Protein ANalysis THrough Evolutionary Relationships). A função de uma proteína, como será explicado mais adiante, é um conceito relativo e variável segundo o nível estrutural ao qual faça referência.

4.3 Como classificar um gene: anotação de genes com base em sua função

Atualmente, a classificação de genes depende fundamentalmente de sua função. Não obstante, esse critério de classificação gera um problema profundo, uma vez que uma única proteína pode ter duas ou mais funções diferentes em diferentes níveis estruturais; portanto, um gene-proteína pode ser categorizado sob critérios diversos: 1) o processo biológico em que participa; 2) o compartimento celular do qual faz parte; e 3) a função molecular à qual se associa. Cada critério pode produzir por si só uma classificação diferente. Esta série de critérios é conhecida com o nome de ontologia gênica (*Gene Ontology GO*, <http://www.geneontology.org/>).

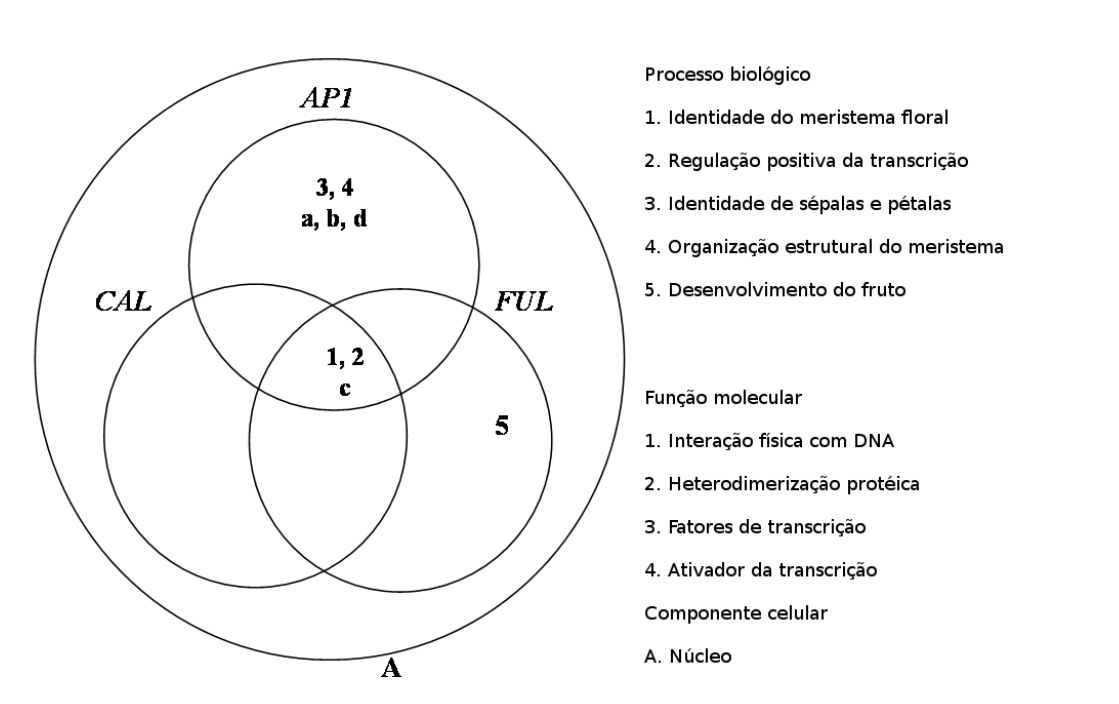


Figura 5: Diagrama que ilustra a insuficiência de três critérios usados em Gene Ontology (GO): Processos biológicos, função molecular e componente celular. As características 3, 4, 5, a, b e d são únicas a um dos parálogos; as características 1, 2 e c são comuns aos três parálogos. Nenhum dos três critérios permite, por si só, distinguir um parálogo de outro.

Por exemplo, a Fig. 5 ilustra as dificuldades na aplicação dos critérios de GO na classificação do gene *APETALA 1 (AP1)* um fator de transcrição MADS-box que determina

a formação tanto do meristema floral como das sépalas e das pétalas em *Arabidopsis*, assim como de seus parálogos *CAULIFLOWER (CAL)* e *FRUTFULL (FUL)*. Esse caso exemplifica um dos problemas mais frequentes do uso de GO na classificação de genes: as bases de dados são insuficientes para diferenciar um gene de suas cópias (parálogos), uma vez que elas não diferem nem nos processos biológicos, nem no componente celular, nem na função molecular atribuída a cada um dos parálogos.

4.4 Classificação de sequências do genoma que não são genes

Além do RNA mensageiro (mRNA), existem outras sequências curtas que são transcritas do DNA nuclear, mas não resultam na produção de proteínas. Essas sequências curtas (de aproximadamente 22 nucleótidos) estão presentes em animais e plantas e são conhecidas como microRNAs (miRNA) que, recentemente, têm recebido grande atenção devido a que apresentam uma alta semelhança em sequência com alguns mRNA e parecem controlar sua expressão e função (LAGOS-QUINTANA et al. 2001; PASQUINELLI; RUVKUN, 2002; REINHART et al. 2002). Critérios relacionados com expressão e biogênese permitem diferenciar miRNAs de outras sequências curtas presentes no genoma e permitem reconhecer sequências identificadas experimentalmente como novos miRNAs (LAGOS-QUINTANA et al. 2001; REINHART et al. 2002; AMBROS et al. 2003).

Contudo, apesar do esforço por categorizar diferentes tipos de sequências curtas, ainda não existe um consenso na diversidade dessas sequências no genoma e na variação de funções ou precursores que elas possam ter. Esse é, por exemplo, o caso dos siRNAs (small interference RNAs; AMBROS et al. 2003; XUE et al. 2005), sequências que também regulam a expressão de mRNA mas que, diferentemente dos miRNA, variam em seus precursores. Da mesma maneira, Seringhaus & Gerstein (2008) notam que:

Pelo fato de a nomenclatura genética estar relacionada a genes discretos, pequenas regiões transcritas localizadas fora dos genes identificados são problemáticas. Elas às vezes acabam listadas em sequência de bancos de dados que exibem identificadores similares àqueles dos genes, o que pode ser fonte de confusão. Para complicar ainda mais as coisas, os experimentos de transcrição de não-genes demonstram que parte dessa atividade ocorre em pseudogenes, regiões do genoma há muito consideradas fósseis de genes passados. Em um sentido transcricional, genes mortos parecem vir à vida, com algumas pistas até indicando que eles podem ajudar a regular outros genes (2008, p. 468).

É evidente que a dificuldade de classificar sequências de DNA que não constituem genes aplica-se também aos transposons (elementos transponíveis), regiões do genoma que podem se mover e se auto-replicar. Estas sequências podem ser muito abundantes em alguns genomas, podem replicar-se de forma diferente e produzem mutações no

genoma e nos genes, dependendo das regiões em que estão inseridas. Wicker et al. (2007) propuseram um sistema de classificação de transposons baseado nos mecanismos de transposição, na semelhança de sequências e nas relações estruturais entre transposons, que inclui em ordem hierárquica: classes, subclasses, ordens, superfamílias, famílias e subfamílias, com a intenção de torná-lo comparável à classificação de organismos. Segundo este sistema, existem transposons classe I, os quais precisam de um RNA intermediário para seu processo de transposição, e classe II, que podem mover-se em forma de DNA. As subclasses distinguem transposons cuja cópia reintegra-se no genoma daqueles que não se copiam e cuja sequência original é a que se movimenta. As ordens diferem segundo os mecanismos de inserção dos transposons. As superfamílias são diagnosticadas pela mesma estratégia de replicação, mas variam segundo a sequência interna no nível de aminoácidos (devido a que muitas vezes os transposons codificam para proteínas de transposição) e segundo as sequências que cercam o transposon após sua transposição. As famílias compartilham semelhança no nível de sequência de DNA. As subfamílias são definidas com base em relações de ancestralidade — descendência entre transposons dentro de um mesmo genoma —, e podem distinguir entre populações de transposons que se movem de maneira autônoma e os que não. Na verdade, a designação de um transposon a uma família e a uma subfamília é problemática, como notam Wicker et al.:

A definição precisa de uma família é problemática porque grupos de elementos transponíveis com características similares formam, às vezes, um continuum de sequências homólogas; elementos de uma extremidade do espectro têm pouca identidade na sequência de DNA em relação a [elementos na] outra extremidade... Definimos uma família como um grupo de elementos transponíveis que têm similaridade com respeito à sequência de DNA nos domínios internos da sua região codificadora (quando presente) ou em sua região de repetição terminal. Por razões práticas, definimos a similaridade forte da sequência como 80%, ou mais, em pelo menos 80% da sequência alinhada (WICKER et al., 2007, p. 977).

Wicker et al. reconhecem que o uso de uma porcentagem de semelhança para formar grupos de transposons corre o risco iminente de confundir semelhança com homologia:

Uma classificação taxonômica para os elementos transponíveis requer, portanto, o prosseguimento das análises evolutivas e funcionais. No momento mesmo que tais análises pudessem ser feitas no interior de superfamílias, elas continuariam difíceis para níveis mais altos de classificação (classes e subclasses). Em outras palavras, a questão de uma origem comum de todas as classes, subclasses e superfamílias permanece aberta (WICKER et al., 2007, p. 981).

4.5 Difícil de classificar, difícil de nomear

Embora as características que diferenciam um gene de outro estejam relativamente bem delimitadas, a nomenclatura de genes é confusa e ambígua, carece de convenções apropriadas, é informal, descentralizada e, conseqüentemente, variável segundo o grupo de organismos. Há controvérsia quanto à falta de critérios em biologia molecular para nomear e classificar genes, gerada pela produção maciça de seqüências, pela associação da nomenclatura de genes com sua função e pelas diversas escalas biológicas em que é possível categorizar as funções de um único gene (LYON et al. 2002; DIMMER et al. 2008).

A maior parte das disciplinas sabe como lidar com a nomenclatura de objetos recém-descobertos. Não é assim com os biólogos moleculares, cujo uso de uma rotulação pródiga e indisciplinada está dificultando a comunicação... o acesso a tal disciplina e a comunicação no âmbito dela serão grandemente prejudicados se sistemas mais abrangentes e organizados de nomenclatura não forem desenvolvidos (NATURE, 389 (6646), p. 1, comentário editorial).

Os avanços experimentais têm desempenhado um papel crucial na nomenclatura e classificação de genes. Inicialmente, os genes que podiam ser isolados, identificados e caracterizados funcionalmente eram muito escassos. Com as novas técnicas, os pesquisadores tiveram a oportunidade de nomear os genes de maneira que fizesse referência ao fenótipo/função do gene (SERINGHAUS; GERSTEIN, 2008; ver também <http://tinman.nikunnakki.info/>). Assim, os genes começaram a ser nomeados como *SUPERMAN* (*SUP*) e *KRYPTONITE* (*KYP*), sendo o primeiro um locus cuja mutação aumenta o número de estames na flor (Bowman et al. 1992) e o segundo um gene que regula *SUPERMAN* (JACKSON et al. 2002). Entre outros nomes, apareceram também *FARINELLI* (*FAR*), cujo mutante em flores de *Antirrhinum* apresenta estames estéreis (DAVIES et al. 1999); *VAN GOGH* (*Vang*), cujo mutante em *Drosophila* produz pêlos como pinceladas discretas (TAYLOR et al. 1998); e *SARAH*, cuja mutação causa em *Drosophila* o aborto de ovos (HORNER et al. 2006). Todos estes nomes, embora fáceis de associar com o fenótipo, não obedecem a um sistema nomenclatural, nem implicam hierarquia alguma; são nomes triviais que pouco explicam a natureza da seqüência ou a relação com outros genes e, conseqüentemente, a homologia do gene ou a relação de ancestralidade comum entre seus ortólogos.

Com a capacidade de gerar mutantes experimentalmente, aumentou o número de nomes aleatórios e triviais dos mutantes, o que tem gerado três problemas fundamentais:

- (1) devido ao efeito de redundância gênica, existem cópias ou mesmo genes diferentes cujo mutante não se distingue do fenótipo “silvestre”; nesses casos, o nome de um gene não pode ser atribuído com base no fenótipo mutante;

- (2) em diferentes estágios de desenvolvimento, o mesmo gene pode desempenhar funções diferentes; como consequência, dois ou mais fenótipos podem estar associados a um mesmo gene e vários nomes poderiam ser aplicados a uma única sequência;
- (3) diferentes genes que não compartilham uma relação de ancestralidade ou descendência podem estar associados com o mesmo fenótipo e, assim, genes diferentes podem receber um mesmo nome.

No caso inverso, é possível encontrar numerosos sinônimos para um mesmo gene. Por exemplo, o gene *APETALA1* (responsável pela identidade de órgãos florais) tem pelo menos seis sinônimos (*AGL7*, *AP1*, *AP1_ARATH*, *At1g69120*, *F4N2.9*, *IPI00543034*), que, diferentemente dos sinônimos taxonômicos, são igualmente válidos; isto gera um caos nomenclatural, dado que não existem parâmetros estabelecidos para denominá-los. Portanto, seus nomes são triviais, confusos ou arbitrários, uma vez que correspondem a números de códigos, clones ou, algumas vezes, a associações com outros genes. Isto é muito comum em grandes grupos de fatores de transcrição; por exemplo, o acrônimo *AGL* (*AGAMOUS-like*) é usado para todos os genes que compartilham certos domínios protéicos com o locus *AGAMOUS*, que tinha sido clonado previamente e cuja sequência e fenótipo são conhecidos (o mutante forma flores sem órgãos reprodutivos; Bowman et al. 1989). Em *Arabidopsis*, há mais de 80 genes *AGL* que se diferenciam em sequência, função e expressão, mas em sua nomenclatura somente se diferenciam pelo número adicional ao acrônimo *AGL* (*AGL6*, *AGL12*, *AGL24* etc.).

Existem várias iniciativas que tentam padronizar a nomenclatura gênica; por exemplo, a *Saccharomyces Genome Database* ([SGD](#)) exige que o nome dos genes de levedura com sequência, expressão e função conhecidas tenha três letras seguidas de um número, e que os alelos dominantes sejam denotados com letras maiúsculas e os recessivos com minúsculas. As três letras devem referir-se a um fenótipo, um produto gênico (proteína) ou uma função. Além disso, recomenda evitar o uso de nomes de genes de outros organismos, a menos que sejam os ortólogos em levedura. De modo similar, existem regras para nomear genes em outras cepas de levedura, *Candida albicans*, *Drosophila*, ratos e grupos de genes como citocromos (NELSON, 2006), glicosil transferases (MACKENZIE et al. 1997) e receptores olfativos em mamíferos (GLUSMAN et al. 2000). Apesar desses projetos — que estão sendo desenvolvidos com a finalidade de padronizar um sistema que permita a classificação de genes que já foram isolados e caracterizados, assim como a incorporação de novas sequências e novos conhecimentos associados —, as ferramentas de notação e classificação de sequências são resultados de esforços locais de grupos de pesquisa particulares. Uma hierarquia padronizada para todos os genes de uma paisagem orgânica ampla ainda é incipiente.

As regras da nomenclatura de sequências curtas apenas começam a ser delineadas, mas parecem ser aplicadas com mais rigor que a nomenclatura de genes. Os miRNAs

são nomeados usando o prefixo “miR” seguido de um número específico (p. e. miR127). Os números são atribuídos de maneira consecutiva à medida que vão sendo encontrados experimentalmente. Os números são os mesmos para miRNAs ortólogos em organismos tão diferentes quanto uma planta e um animal (AMBROS et al. 2003; GRIFFITHS-JONES, 2004), o que contrasta com a nomenclatura de genes. Nesse caso, os organismos não se interpõem na classificação ou na nomenclatura de miRNAs e é relativamente mais fácil identificar miRNAs de diferentes táxons.

Os critérios para nomear transposons e grupos de transposons (WICKER et al. 2007) são: nomes de famílias podem incluir letras, ou letras e números, sem hífens nem sublinhados. Não devem ter mais do que seis sílabas e devem ser fáceis de pronunciar (pelo menos em inglês, para facilitar seu uso em conferências). Nomes de transposons devem incluir um código de três letras, no qual a primeira se refira à classe, a segunda à ordem e a terceira à superfamília, seguido do nome da família e um ID dado pelo código nas bases de dados e que corresponde à sequência em que o transposon (elemento transponível) foi encontrado. Assim, RLC_Angela_AA123456-1 seria (lido da direita para esquerda) o primeiro elemento no gene AA123456 da família *Angela*, superfamília *Cópia* (C), ordem LTR (L), classe I Retrotransposons (R).

As regras nomenclaturais padronizadas têm sido desenvolvidas muito lentamente com respeito à produção maciça de dados moleculares. As bases de dados começaram a acumular sequências correspondentes a regiões do genoma de um grande número de organismos com a intenção de centralizar informação de maneira organizada, mas há carência de um sistema nomenclatural preciso. A nomenclatura de genes e regiões curtas não codificantes do genoma começou a ser pactuada décadas depois do sequenciamento de genes e genomas, bem como do reconhecimento da presença de sequências curtas não codificantes do genoma. Os desafios para a classificação e nomenclatura de genes são incalculáveis, às portas dos avanços em genômica, em que a cada sequência e a cada nome são associadas múltiplas funções e interações que somente podem ser interpretadas por referência a várias escalas biológicas. A interpretação dos dados tem ficado nas mãos do pesquisador, mas um sistema de classificação e nomenclatura não pode ser personalizado; ele deve ser padronizado e aplicado, com urgência, pela comunidade científica moderna:

Naturalmente, esforços científicos significativos estão à espera de quem busca essa abordagem. Os biólogos terão de escolher quais atributos padronizados são importantes o suficiente para serem explorados em qualquer experimento de alto rendimento. Eles devem decidir-se sobre como melhor agrupar os genes e seus produtos para iluminar as conexões verdadeiramente importantes. Tais desafios — na verdade, oportunidades — estão entre os frutos que a genômica traz para a biologia (SERINGHAUS; GERSTEIN, 2008, p. 472)

5 Conclusões

Ao longo da história da classificação de táxons é possível observar:

- (a) a tendência a romper com o essencialismo no processo de classificação (cf. HULL, 1965);
- (b) a substituição de sistemas na forma de escalas, ascendentes ou descendentes, lineares (Fig. 1 a) ou não (Fig. 1 b), por sistemas hierárquicos (Fig. 1 d-e);
- (c) o uso de características intrínsecas;
- (d) a busca por sistemas naturais e objetivos, que substituam os sistemas artificiais e subjetivos, respectivamente;
- (e) a implementação da sistemática filogenética como única abordagem capaz de reconstruir grupos monofiléticos com base em características derivadas e compartilhadas bem como de detectar aqueles grupos que são polifiléticos ou parafiléticos – e as características plesiomórficas, convergentes ou paralelas, que os produziram.

Não obstante, a maioria das análises filogenéticas atuais estão baseadas naquilo que autores como Wägele (2005) e outros denominam cladística fenética, um híbrido surgido da aplicação de técnicas numéricas a teorias cladísticas. A teoria da classificação e da sistemática também deve considerar a necessidade de analisar sistemas reticulados, tanto ao nível de táxons (p. e. espécies híbridas) quanto ao nível molecular (p. e. interação de genes ou de proteínas).

A classificação de genes é particularmente problemática devido à sua imensa diversidade em um único indivíduo, à variação e diversificação das linhagens de genes em diferentes indivíduos e à presença das mesmas linhagens de genes em diferentes espécies. Os genes podem ser agrupados baseados em critérios diferentes para a sua classificação, segundo a espécie à qual pertencem, as sequências que compartilham, à função que cumprem, aos domínios proteicos para os quais codificam, aos sítios em que se expressam ao nível celular ou ao nível estrutural, para mencionar apenas alguns. O problema principal está em que cada um desses critérios, por si só, é insuficiente para reconhecer genes individuais, particularmente aqueles que fazem parte de grandes linhagens presentes em um espectro taxonômico grande, que são o resultado de processos de duplicação e que possuem funções parecidas, ou mesmo idênticas, e, conseqüentemente, que se expressam nos mesmos sítios ao nível celular e ao nível estrutural. Por outro lado, esses critérios mostram-se, na maioria dos casos, arbitrários e artificiais, e não necessariamente refletem relações evolutivas próximas entre genes.

Como resultado da aquisição descentralizada de sequências gênicas de um grande número de organismos, coincidente com os avanços tecnológicos nos processos de sequenciamento, a explosão de dados ocorreu antes das tentativas de nomenclatura

gênica, ou simultaneamente a elas. De alguma forma, o período de recompilação de dados, comparação de sequências e a tomada de decisão no sentido de centralizar um tipo de nomenclatura similar ao da época lineana na classificação de organismos, não ocorreu (e não ocorreu a tempo) no mundo da classificação de genes. Nenhuma outra ciência, nem a física nem a química — mesmo estudando entidades moleculares similares —, sofreu tão drasticamente com a falta de critérios de classificação quanto a biologia molecular. Em resumo, a nomenclatura de genes é comparável ao caos nomenclatural existente antes de Lineu. A comparação de genes mediante semelhança de sequências faz lembrar o sistema de Adanson, baseado em critérios de semelhança numérica; e a classificação de genes com base na função relembra a que foi adotada à sua época por Cuvier e seus seguidores.

Finalmente, o descobrimento de sequências curtas que se escondem em íntrons de sequências maiores ou em regiões pouco conhecidas (ou ainda não exploradas) de um genoma requer sistemas de categorização diferentes daqueles estabelecidos para os genes. A classificação dessas entidades tenta capturar, na nomenclatura, a homologia de sequências idênticas. A evolução dos elementos móveis do genoma é mais difícil de entender devido ao alto número de cópias que o mesmo elemento pode ter em um genoma. Ainda assim, a nomenclatura busca refletir as propriedades de replicação, a estrutura e a biogênese da sequência - características que ainda não foram adotadas na nomenclatura de genes⁶.

Referências bibliográficas

ADANSON, M. *Familles des Plantes*. Paris: Vincent, 1763.

ÁLVAREZ-BUYLLA, E. R. et al. An ancestral MADS-box gene duplication occurred before the divergence of plants and animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 97, n. 10, p. 5328-5333, May 2000.

AMBROS, V. et al. A Uniform System for microRNA annotation. *RNA*, v. 9, n. 3, p. 277-279, 2003.

AMORES, A. et al. Zebrafish hox clusters and vertebrate genome evolution. *Science*, v. 282, n. 5394, p. 1711-1714, Nov. 1998.

APPEL, T. A. *The Cuvier-Geoffroy debate: French biology in the decades before Darwin*. New York: Oxford University Press, 1987.

⁶ Posteriormente a este capítulo, os autores desenvolveram alguns pontos relevantes para a teoria evolucionista da cooperação nas seguintes publicações: Pabón-Mora et al. (2012); Pabón-Mora, Bharti et al. (2013); Pabón-Mora, Hidalgo et al. (2013); Pabón-Mora et al. (2014); Arango-Ocampo et al. (2016); Madrigal et al. (2017); Zumajo-Cardona et al. (2016); Zumajo-Cardona et al. (2017); Ortiz-Ramírez et al. (2018).

- ARANGO-OCAMPO C.; ALZATE, J. F.; González, F.; Pabón-Mora, N. The developmental and genetic bases of petal loss in *Bocconia frutescens* and *Macleaya cordata* (Chelidoniaeae: Papaveraceae). *Evo-Devo*, v. 7, p. 16, 2016. DOI: 10.1186/s13227-016-0054-6.
- BERLIN, B. Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies. Princeton: Princeton University Press, 1992.
- BOWMAN, J. L. et al. Superman, a regulator of floral homeotic genes in Arabidopsis. *Development*, v. 114, n. 3, p. 599-615, mar. 1992.
- BOWMAN, J. L.; SMYTH, D. R.; MEYEROWITZ, E. M. Genes directing flower development in Arabidopsis. *The Plant Cell*, v. 1, n. 1, p. 37-52, 1989.
- BRADY, R. H. On the independency of systematics. *Cladistics*, v. 1, n. 2, p. 113-126, Mar. 1985.
- CANDOLLE, A. P. de. *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris: Déterville, 1813.
- CROWSON, R. A. *Classification and biology*. London: Heinemann Educational, 1970.
- DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray, 1859.
- DAVIES, B. et al. Plena and Farinelli: redundancy and regulatory interactions between two Antirrhinum MADS-box factors controlling flower development. *The EMBO Journal*, v. 18, p. 4023-4034, 1999.
- DIMMER, E. C. et al. The gene ontology: providing a functional role in proteomic Studies. *Practical Proteomics*, v. 1, 2008.
- DUPRÉ, J. On the impossibility of a monistic account of species. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 3-22.
- ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. New York: Columbia University Press, 1980.
- FORCE, A. et al. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics*, v. 151, n. 4, p. 1531-1545, Apr. 1999.
- FOUCAULT, M. *Las palabras y las cosas: una arqueología de las ciencias humanas*. Buenos Aires: Siglo XXI, 2002.
- GHISELIN, M. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy*, v. 2, n. 2, p. 127-143, Apr. 1987.
- GHISELIN, M. T. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: State University of New York Press, 1997.

- GLUSMAN, G. et al. The olfactory receptor gene superfamily: data mining, classification, and nomenclature. *Mammalian Genome*, v. 11, n. 11, p. 1016-1023, Nov 2000.
- GOGARTEN, J. P.; OLENDZENSKI, L. Orthologs, paralogs and genome comparisons. *Current Opinion in Genetics & Development*, v. 9, n. 6, p. 630-636, Dec. 1999.
- GRIFFITHS-JONES, S. The microRNA registry. *Nucleic Acids Research*, v. 32, p.109-111, 2004.
- HOPWOOD, A. T. The development of pre-Linnaean taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London*, v. 170, n. 3, p. 230-234, 1957.
- HORNER, V. L. et al. The *Drosophila* calcipressin sarah is required for several aspects of egg activation. *Current Biology*, v. 16, n. 14, p. 1441-1446, 2006.
- HULL, D. L. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.
- HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (I). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 15, n. 60, p. 314-326, 1965.
- HULL, D. L. The effect of essentialism on taxonomy: two thousand years of stasis (II). *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 16, n. 61, p. 1-18, 1965.
- IRISH, V.; LITT, A. Flower development and evolution: gene duplication, diversification and redeployment. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 454-460, Aug. 2005.
- JACKSON, J. P. et al. Control of CpNpG DNA methylation by the KRYPTONITE histone H3 methyltransferase. *Nature*, v. 416, n. 6880, p. 556-560, Apr. 2002.
- KLUGE, A. G. What is the rationale for 'Ockham's razor' (a.k.a. parsimony) in phylogenetic inference? In: ALBERT, V. A. (Ed.). *Parsimony, phylogeny, and genomics*. Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 15-42.
- KOZMIK, Z. Pax genes in eye development and evolution. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 430-438, Aug. 2005.
- KRAMER, E. M.; JARAMILLO, M. A.; DI STILIO, V. S. Patterns of gene duplication and functional evolution during the diversification of the AGAMOUS subfamily of MADS box genes in angiosperms. *Genetics*, v. 166, n. 2, p. 1011-1023, Feb. 2004.
- LAGOS-QUINTANA, M. et al. Identification of novel genes coding for small expressed RNAs. *Science*, v. 294, n. 5543, p. 853-858, Oct. 2001.
- LEMONS, D.; MCGINNIS, W. Genomic evolution of hox gene clusters. *Science*, v. 313, n. 5795, p. 1918-1922, Sept. 2006.

- LOTSY, J. P. *Evolution by means of hybridization*. The Hague: M. Nijhoff, 1916.
- LOVEJOY, A. O. *The great chain of being: a study of the history of an idea*. Cambridge: Harvard University Press, 1936.
- LYON, G. D.; NEWTON, A. C.; MARSHALL, B. The need for a standard nomenclature for gene classification (a nucleotide function code) and an automated data-based tool to assist in understanding the molecular associations in cell signalling in plant-pathogen interactions. *Molecular Plant Pathology*, v. 3, n. 2, p. 103-109, 2002.
- MACKENZIE, P. I. et al. The UDP glycosyltransferase gene superfamily: recommended nomenclature update based on evolutionary divergence. *Pharmacogenetics*, v. 7, n. 4, p. 255-269, Aug. 1997.
- MADRIGAL Y.; ALZATE, J.F.; PABÓN-MORA, N. Evolution and expression patterns of *TCP-like* genes in Asparagales. *Frontiers in Plant Science*, 2017. DOI: 10.3389/fpls.2017.00009
- MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MI, H. et al. The PANTHER database of protein families, subfamilies, functions and pathways. *Nucleic Acids Research*, v. 33, p. D284-D288, 2005.
- ORTÍZ-RAMÍREZ, C.I.; PLATA-ARBOLEDA, S.; PABÓN-MORA, N. Evolution of genes associated with carpel patterning and fruit development in Solanaceae. *Annals of Botany*, 2018. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy007>.
- PABÓN-MORA, N.; B. AMBROSE; LITT., A. Poppy *APETALA1/FRUITFULL* orthologs control flowering time, branching, perianth identity and fruit development. *Plant Physiology*, v. 158, p. 1685-1704, 2012. ISSN: print: 0032-0889, online: 1532-2548.
- PABÓN-MORA, N.; BHARTI, S.; HOLAPPA, L.; KRAMER, E.; LITT., A. The *Aquilegia FRUITFULL-like* genes play key roles in leaf morphogenesis and inflorescence development. *The Plant Journal*, v. 74, p. 197-212, 2013.
- PABÓN-MORA, N.; HIDALGO, O.; GLEISSBERG, S.; LITT., A. Assessing duplication and loss of *APETALA1/FRUITFULL* homologs in Ranunculales. *Frontiers in Plant Science*, 2013. DOI: 10.3389/fpls.2013.00358.
- PABÓN-MORA, N.; G. K-S WONG; AMBROSE, B.A.. Evolution of fruit development genes in flowering plants. *Frontiers in Plant Science*, 2014. DOI: 10.3389/fpls.2014.0030.
- NELSON, D. R. Cytochrome p450 nomenclature, 2004. *Methods in Molecular Biology*, v. 320, p. 1-10, 2006.

NELSON, G. J.; PLATNICK, N. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.

O'HARA, R. J. Trees of history in systematics and philology. *Memoire della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, v. 27, n. 1, p. 81-88, 1996.

OHNO, S. *Evolution by gene duplication*. Berlin: Springer, 1970.

PADIAN, K. Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Systematic Biology*, v. 48, n. 2, p. 352-364, 1999.

PANCHEN, A. L. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

PASQUINELLI, A. E.; RUVKUN, G. Control of developmental timing by micrnas and their targets. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, v. 18, p. 495-513, 2002.

PUEYO, J. I.; COUSO, J. P. Parallels between the proximal-distal development of vertebrate and arthropod appendages: homology without an ancestor? *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 15, n. 4, p. 439-446, Aug. 2005.

REINHART, B. J. et al. MicroRNAs in plants. *Genes and Development*, v. 16, n. 13, p. 1616-1626, Jul. 2002.

RIDLEY, M. *Evolution and classification: the reformation of cladism*. London: Longman, 1986.

SATTLER, R. *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives*. Berlin: Springer, 1986.

SERINGHAUS, M.; GERSTEIN, M. Genomics confounds gene classification. *American Scientist*, v. 96, n. 6, p. 466-472, Nov./Dec. 2008.

SOBER, E. *Philosophy of biology*. Boulder: Westview Press, 1993.

STEVENS, P. F. *The development of biological systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, nature, and the natural system*. New York: Columbia University Press, 1994.

TAYLOR, J. Van Gogh: a new *Drosophila* tissue polarity gene. *Genetics*, v. 150, n. 1, p. 199-210, Sept. 1998.

THOMAS, P. D. et al. Panther: a library of protein families and subfamilies indexed by function. *Genome Research*, v. 13, n. 9, p. 2129-2141, Sept. 2003.

THORNTON, J.; DESALLE, R. Gene family evolution and homology: genomics meets phylogenetics. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, v. 1, p. 41-73, 2000.

- WÄGELE, J. W. *Foundations of phylogenetic systematics*. München: Pfeil, 2005.
- WAGNER, W. H. The construction of a classification. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON SYSTEMATIC BIOLOGY, 1967, Washington. *Proceedings...* Washington: National Academy of Sciences, 1969. p. 67-103.
- WICKER, T. et al. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nature Reviews: genetics*, v. 8, n. 12, p. 973-982, Dec. 2007.
- WILKINS, J. *An essay towards a real character, and a philosophical language*. London: S. Gellibrand, 1668.
- WOOD, B.; CONSTANTINO, P. Human origins: life at the top of the tree. In: CRAFT, J.; DONOGHUE, M. J. (Ed.). *Assembling the tree of life*. Oxford: Oxford University Press, 2004. p. 517-535.
- XUE, C. et al. Clasification of real and pseudomicroRNA precursors using local structure-sequence features and support vector machine. *BMC Bioinformatics*, v. 6, p. 310-317, Dec. 2005.
- YAN, L. et al. The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, v. 303, n. 5664, p. 1640-1644, Mar. 2004.
- ZUMAJO-CARDONA C.; PABÓN-MORA, N. Evolution of the *APETALA2* gene family in seed plants. *Molecular Biology and Evolution*, v. 33, p. 1818-1832, 2016. DOI: 10.1093/molbev/msw059.
- ZUMAJO-CARDONA C.; AMBROSE, B.A.; PABÓN-MORA, N. 2017. Evolution of the *SPATULA/ALCATRAZ* gene lineage and expression analyses in the basal eudicot *Bocconia frutescens* L. (Papaveraceae). *Evo Devo*, v. 8, p. 5 DOI 10.1186/s13227-017-0068-8.

A CONTINGÊNCIA DOS PADRÕES DE ORGANIZAÇÃO BIOLÓGICA: SUPERANDO A DICOTOMIA ENTRE PENSAMENTO TIPOLOGICO E POPULACIONAL

Maximiliano Martínez & Eugenio Andrade

1 Introdução

Diversos autores já reconheceram a existência de uma dicotomia entre o pensamento populacional e o pensamento tipológico, principalmente Ernst Mayr e Elliott Sober. O primeiro, um dos arquitetos da nova síntese, introduziu a frase ‘pensamento populacional’ na década de cinquenta, para se referir à inovadora e original contribuição para o conhecimento que representou a teoria da evolução por seleção natural de Darwin. Geralmente o pensamento populacional tem sido associado com a corrente anglo-saxã e o tipologismo com a corrente continental¹. Da mesma maneira, nas últimas décadas, com o auge da biologia do desenvolvimento e de sistemas complexos, o pensamento tipológico vinculou-se com essas disciplinas, enquanto o pensamento populacional mantém seus laços com a genética de populações e a ecologia, principalmente. Poderíamos dizer que essa forma polarizada de ver a relação entre entidades biológicas, tipos, classes e populações de indivíduos é uma premissa epistemológica fortemente arraigada hoje em dia. Contudo, dado que o projeto da Evo-Devo propõe uma síntese teórica e uma continuidade empírica entre Evolução e Desenvolvimento, a dicotomia tipo/população tende a ser revisada, reconceitualizada e reformulada. Os novos descobrimentos e avanços teóricos em diversas disciplinas mostram a necessidade de repensar esta marcada

¹ De fato, os biólogos anglo-saxões de meados do século XX consideravam o trabalho de seus colegas europeus ‘filosófico demais’ (HULL, 2008). Contudo, um contraste similar é observado na Inglaterra dos anos imediatamente posteriores à publicação da *Origem*, na controvérsia entre Darwin e Owen. Este último, ‘vítima’ do pensamento tipológico, concebia que todas as espécies animais eram variedades de uma ‘forma ideal’, projetada pelo criador (cf. WUKETITS, 2005, p. 63).

divisão conceitual, em prol de uma melhor compreensão da relação entre evolução e desenvolvimento². Nosso texto vai nessa direção.

A seguir vamos expor brevemente em que consiste a separação clássica entre pensamento populacional e pensamento tipológico que defendem Mayr e Sober, assinalando seus pontos centrais. Depois, iremos nos concentrar em nossa própria proposta. A seção final será reservada para enumerar algumas conclusões.

2 A separação clássica entre pensamento tipológico e populacional

Uma das ideias que estão fortemente arraigadas na biologia contemporânea, formulada por autores como Mayr e Sober, é que Darwin postulou um novo marco de explicação e de pesquisa ao introduzir o enfoque populacional na biologia. Esse tipo de aproximação ao fenômeno biológico, apoiado em uma visão variacional e estatística, estaria mais de acordo com a natureza do mundo vivo e em detrimento do enfoque tipológico tradicional (platônico/essencialista). De acordo com esta ideia, as explicações biológicas pré-darwinistas, de viés tipológico essencialista, seriam inadequadas para explicar os fatos que interessam à biologia evolutiva: a variação e suas frequências de ocorrência em uma população. Por essa razão, com Darwin teria sido iniciada uma nova maneira de fazer pesquisa, orientada no sentido de responder um novo conjunto de perguntas em plena consonância com a realidade biológica, perguntas que não se colocavam antes da formulação da teoria da evolução por seleção natural. Em suma, “Darwin substituiu o pensamento tipológico pelo pensamento populacional” (MAYR, 2006, p. 326).

Sobre quais bases está construída a dicotomia? Vejamos os seguintes trechos de Mayr, usualmente citados na literatura que trata deste tema:

Foi genial da parte de Darwin entender que essa singularidade de cada indivíduo não se limita à espécie humana, mas também se aplica a todas as espécies de animais e plantas que se reproduzem sexuadamente. De fato, a descoberta da importância do indivíduo se tornou a pedra angular de sua teoria da seleção natural. Com o tempo, resultou na substituição do essencialismo pelo pensamento populacional, que enfatizou a singularidade do indivíduo e o papel fundamental da individualidade na evolução [...] E a

² Outro dos tópicos fundamentais que uma abordagem pluralista propõe que se reconsidere é a popular dicotomia entre causas próximas (desenvolvimento) e causas últimas (evolução). Essa dicotomia, segundo diversos autores, deve ser revista ou substituída por um modelo causal integracionista que represente, de forma mais fiel, a co-determinação e a inter-relação que existe entre os fatores filogenéticos e ontogenéticos na evolução e no desenvolvimento da forma orgânica (AMUNDSON, 2005; LAUBICHLER; MAIENSCHNEIN, 2007; MÜLLER, 2007; BRIGANDT, 2007; PLUTYNSKI, 2008; RASSKIN-GUTMAN, 2008) Concordamos em que um novo modelo causal não dicotômico é requerido para a Evo-Devo.

variação, que tinha sido irrelevante e acidental para o essencialista, tornou-se agora um dos fenômenos cruciais da natureza viva (MAYR, 1991, p. 42).

Ou ainda:

O pensamento tipológico, sem dúvida alguma, teve suas raízes nos primeiros esforços do homem primitivo para colocar em categorias a diversidade des-norteante da natureza. O eidos de Platão é a codificação formal dessa forma de pensar [...] Como não há gradação entre tipos, a evolução gradual é uma impossibilidade lógica para o tipologista. A evolução, se ocorre, tem que se dar em passos ou saltos. Os pressupostos do pensamento populacional são diametralmente opostos aos do tipologista. O populacionista enfatiza a singularidade de tudo no mundo orgânico. O que vale para a espécie humana — a ideia de que não há dois indivíduos iguais — também vale para outras espécies de animais e plantas. Inclusive, o mesmo indivíduo muda continuamente durante sua vida quando é colocado em ambientes diferentes. Todos os organismos e fenômenos orgânicos são compostos de características únicas e só podem ser descritos coletivamente em termos estatísticos. Os indivíduos, ou qualquer tipo de entidade orgânica, formam populações das quais se pode determinar a média aritmética e a estatística das variações. As médias são simplesmente abstrações estatísticas, e apenas os indivíduos que compõem as populações têm realidade. As conclusões finais do pensador populacional e do tipologista são precisamente opostas: para o segundo, o tipo (eidos) é real e a variação, uma ilusão, ao passo que para o primeiro, o tipo (média) é uma abstração e só a variação é real. Não há outras duas maneiras de ver a natureza que sejam mais diferentes do que essas (MAYR, 2006, p. 326-27).

Os trechos citados refletem, de maneira adequada e concisa, as concepções que estão por trás da marcada divisão entre 'tipo' e 'população'. Poderíamos extrair dos parágrafos citados que:

- a) o grande feito de Darwin (associado com o descobrimento da seleção natural) foi substituir o pensamento essencialista pelo pensamento populacional;
- b) há uma relação direta (de identidade) entre tipo e *eidos* platônico (arquétipos universais, eternos e imutáveis);
- c) tanto o enfoque populacional como o tipológico têm um componente ontológico: concentram-se na determinação da realidade das entidades que habitam o mundo. Para o pensador populacional darwinista, os tipos não são reais, somente os indivíduos dissímeis e as populações que eles compõem (não há dois indivíduos

idênticos no mundo). Pelo contrário, para o tipologista, os tipos são reais, a variação não.

Do que foi dito, é possível concluir que uma biologia sustentada em uma abordagem tipológica é errada, uma vez que fundamenta suas bases teóricas e sua metodologia empírica em entidades inexistentes: os tipos universais. Assim, a biologia em geral (e não apenas a biologia evolutiva) deve adotar um enfoque de caráter populacional, dado que por meio dele se atende a individualidade e sua complexa fenomenologia. De acordo com Mayr, é por essa razão que graças a Darwin foi superado o errôneo 'pensamento tipológico', para dar lugar ao pensamento populacional³. O estabelecimento do darwinismo como modo e parâmetro de fazer biologia (e filosofia) evolutiva permite erradicar as equivocadas ideias pré-darwinistas, baseadas na noção de arquétipos platônicos essenciais — ou planos corporais⁴.

Por sua vez, seguindo Mayr naquilo que é fundamental (embora com certas divergências), Sober reformula a distinção tipo/população, vinculando o primeiro (o pensamento tipológico) à tradição aristotélica e seu modelo de 'estado natural' e forças de interferência, enquanto o segundo (o pensamento populacional) é uma aplicação do pensamento estatístico e de probabilidades. Diz Sober:

O essencialista esperava penetrar o véu de variabilidade encontrada dentro das espécies pela descoberta de alguma tendência natural que cada indivíduo na espécie possui. Essa tendência natural viria a ser uma propriedade disposicional que se manifestaria se não houvesse forças interferindo. A heterogeneidade, portanto, é resultado de um desvio do estado natural. Mas, com o desenvolvimento da teoria evolutiva, nenhuma propriedade desse tipo ficou disponível à hipótese causal do essencialista sobre as origens da variabilidade [...] Ao mesmo tempo em que minou o modelo de variabilidade do essencialista, a teoria evolutiva acabou com a necessidade de descobrir as essências das espécies. As características das populações não têm que ser definidas em termos de características de organismos para que um conceito de população seja coerente e frutífero. A biologia populacional tenta formular generalizações sobre tipos de populações. [...]. O essencialismo perdeu terreno quando as populações passaram a ser consideradas reais (SOBER, 2006, p. 353-4).

³ Mayr é quem mais tem insistido e enfatizado a superioridade da abordagem populacional darwinista sobre a abordagem tipológica em biologia: "Há muitos anos eu louvo a introdução, por parte de Darwin, do pensamento populacional na biologia. Sua importância não pode ser questionada" (1989, p. 208).

⁴ É evidente a relação que a maioria dos defensores do pensamento populacional faz entre tipos, pensamento tipológico e essências platônicas. Wuketits (2005, p. 68) afirma: "Para Platão e seus sucessores, a variedade de objetos naturais é restringida, por assim dizer, por um número limitado de tipos, cada um formando uma classe separada das outras. Na verdade, a variedade é uma ilusão e apenas os tipos são reais. Dessa forma, a evolução simplesmente não é possível. 'Tipo' refere-se, neste contexto, à 'ideia', no sentido platônico." 'Tipo' refere-se, neste contexto, a 'ideia', no sentido platônico.

A semelhança entre o que expõem Sober e Mayr é evidente, principalmente na adjudicação de realidade às populações (e na negação de realidade aos tipos essenciais) que, supostamente, faz a teoria darwinista. A formulação direta da relação de identidade entre pensamento populacional e análise estatística é feita por Sober em seu influente *The nature of selection* (1993). Examinando quais são os alcances da revolução darwinista, Sober afirma, enfaticamente, que ela consiste em mudar o foco das perguntas a respeito das características dos organismos. Para este autor, é um erro pensar que a revolução darwinista consiste em dar uma resposta naturalista ao argumento teológico de Paley (1836) a favor de uma origem divina das adaptações. Segundo Sober, o aspecto inovador da teoria da evolução darwinista e seu mecanismo de seleção natural é seu caráter estritamente populacional: a seleção natural explicaria a persistência, difusão e porcentagem particular dos indivíduos e seus traços em uma população, não sua origem (SOBER, 1993; cf. MARTÍNEZ, 2007). Este é o caráter estatístico da evolução. Vale a pena assinalar a coincidência com Peirce a esse respeito:

A controvérsia darwiniana é, em grande parte, uma questão de lógica. Darwin propôs aplicar o método estatístico à biologia. A mesma coisa foi feita em um ramo muito diferente da ciência: a teoria dos gases. Embora não se possa dizer quais seriam os movimentos de qualquer molécula particular de gás a partir de uma hipótese sobre a constituição dessa classe de corpos, Clausius e Maxwell mesmo assim conseguiram, oito anos antes da publicação da obra imortal de Darwin, pela aplicação da doutrina das probabilidades, prever no longo prazo que uma tal proporção das moléculas iria adquirir velocidades tais sob determinadas circunstâncias; que tal número relativo de colisões aconteceria a cada segundo, etc. E, a partir dessas proposições, conseguiram deduzir determinadas propriedades dos gases, principalmente no que diz respeito às suas relações de calor. De maneira semelhante, Darwin, *embora incapaz de dizer qual seria a operação da variação e da seleção natural em cada caso individual*, demonstra que, no longo prazo, elas adaptarão, ou adaptariam, os animais às suas circunstâncias. Se as formas animais se devem ou não a essa ação, ou que posição que a teoria deve assumir, é o tema de uma discussão na qual as questões de fato e as questões de lógica estão curiosamente entrelaçadas (PEIRCE, 1877, p. 2-3, grifos nossos).

A concepção subjacente às afirmações de Sober e Peirce é que a frequência e distribuição dos traços de uma população pode ser explicada pela seleção natural, mas ela não pode explicar o próprio aparecimento desses traços. Em outras palavras, para Sober e Peirce não se trata de que Darwin esteja propondo uma resposta naturalista para a pergunta de Paley (ou seja, a pergunta sobre a criação e origem dos traços adaptados); o que Darwin faz é promover uma nova concepção sobre o tipo de perguntas que devem ser respondidas com relação à diversidade: perguntas sobre a persistência e frequência

estatística de traços particulares e sobre os indivíduos que são portadores desses traços em uma população. O curioso é que naquela época os genes ainda não haviam sido definidos e, portanto, não existiam unidades em torno das quais fazer as inferências estatísticas⁵.

É importante notar que tanto as ideias de Mayr como as de Sober coincidem com a definição clássica de evolução sustentada na genética de populações: mudanças na frequência de traços (e genes que os produzem) em uma população⁶.

Poderíamos resumir a postura de Mayr e Sober dizendo que, para eles, o grande feito de Darwin foi erradicar o pensamento tipológico da biologia evolutiva, que trata de essências inexistentes, impondo um modo mais acertado de entender a realidade biológica, que consiste em populações compostas por indivíduos não similares (apresentando diversidade). Por essa razão, o pensamento populacional, a nova forma de fazer biologia evolutiva deve ser estatística: são as porcentagens de distribuição das variantes de indivíduos e traços na população os aspectos estudados pela evolução. As mudanças nas frequências de genes e traços em uma população definem evolução, e elas são causadas, principalmente, pela seleção natural (e, em menor medida, por outros fatores, como deriva gênica, migração ou eventos estocásticos). Um enfoque tipológico, em um mundo com tanta variedade e em permanente mudança, só pode estar errado. Nas palavras de Wuketits:

A teoria de Darwin [...] significa nada menos do que uma passagem do pensamento *estático* (essencialista) ao *dinâmico*, o que pode ser considerado como o próprio sentido do que se chama frequentemente de “Revolução Darwiniana,” dado que Darwin demonstrou que o que é *real* na natureza não é o “tipo,” e sim a “variação” (WUKETITS, 2005, p. 57).

⁵ É importante mencionar que a leitura que Sober faz de Darwin, de que ele não tentava dar uma resposta a Paley, vai na contramão do que afirmam os biógrafos de Darwin (OSPOVAT, 1981, cf. ARIEW, 2008). Há um consenso entre eles de que uma das principais motivações de Darwin em *A origem das espécies* (1859) foi demonstrar a falsidade da teologia natural de Paley (ver também SCHWEBER, 1977; GOULD, 1999, 2002).

⁶ Em uma interessante análise, Ariew (2008) afirma que Darwin estava muito longe de sustentar uma visão populacional e estatística como a de Mayr e Sober. Esta última seria uma abordagem mais próxima do neodarwinismo. De acordo com Ariew, a revolução darwinista consistiria (diferentemente do que pensa Sober) em que o enfoque populacional (a genuinamente darwinista) permite ver como fenômenos que ocorrem no nível de populações (luta pela existência entre espécies, grupos e indivíduos) podem ter efeito causal direto na própria produção das formas biológicas (2008, p. 80-8). Um detalhado desenvolvimento deste último ponto é feito por Martínez (2007) e Martínez & Moya (2009). Para Ariew, mais do que estatística e porcentagens (o que ele documenta de forma exegética e em um contexto histórico), o que faz de Darwin um pensador populacional é a ideia da lei de Malthus sobre o crescimento exponencial da população *versus* a limitação de recursos. O viés estatístico do pensamento populacional é, de acordo com Ariew, uma característica principalmente neodarwinista, mas não sustentada pelo próprio Darwin.

3 O caráter histórico dos tipos

Tendo examinado em linhas gerais em que consiste o contraste popular entre pensamento populacional e tipológico, vamos nos concentrar agora em nossa proposta de como entender a relação entre tipo e população. Mais do que uma separação dicotômica e de oposição, sugerimos uma abordagem integracionista e historicista, afastada da concepção ontológica defendida por Mayr e da identidade entre pensamento populacional e pensamento estatístico feita por Sober. Isso está em concordância não apenas com as próprias ideias de Darwin, seus contemporâneos e seus predecessores, mas também com os descobrimentos e desenvolvimentos recentes em diversas áreas da biologia. Como será visto no final, embora naquele momento a distinção pudesse ter sido útil para certos propósitos, hoje em dia, muitos dos seus pressupostos tornaram-se anacrônicos e merecem uma revisão exaustiva.

3.1 As concepções de *tipo* e *mudança* em Lamarck e Darwin

Não há dúvida de que o conceito de tipo é um herdeiro da tradição platônica das essências imutáveis, o qual nos apresenta as formas existentes como modificações ou afastamentos das formas ideais — ou arquétipos universais. Se bem é verdade que este modo de pensar tornou possível a taxonomia lineana, o caráter essencialista das espécies foi questionado por Lamarck e, posteriormente, por Darwin. Contudo, o interessante é que tanto Lamarck como Darwin tentaram salvar o conceito de tipo por meio da distinção entre características primárias (estruturais) e secundárias (adaptativas). As características primárias, segundo Lamarck (1986, p. 90-91), obedecem a um plano da natureza ou estrutura fundamental que pode ser modificada em uma progressão de complexidade ascendente, enquanto as secundárias seriam suscetíveis de modificação por influência das condições de vida impostas sobre os organismos mediante mudanças de hábitos, etc. Para Lamarck (assim como para E. G. Saint Hilaire), a transformação é possível porque, em última análise, não seria mais do que uma modificação secundária que deixa intacto o tipo original, que seria gerado de acordo com uma determinação imposta pelas leis físicas em um processo autogerativo, similar ao que hoje conhecemos como auto-organização.

Por outro lado, para Darwin a relação entre características secundárias e primárias é mais complexa, dado que, na ausência de um plano da natureza que oriente as variações para aumentos de complexidade, era imperativo incluir um critério de seleção que retivesse as variações secundárias pela sua maior adequação a condições puramente locais ou contingentes do meio ambiente. Diferentemente de Lamarck, Darwin defendeu que as modificações secundárias produzidas pelo hábito podiam chegar a transformar-se, paulatinamente, em primárias, ou seja, em parte do *Bauplan* ou plano corporal⁷ que havia

⁷ *Bauplan* é o plano corporal do organismo. De acordo com a morfologia transcendental de Goethe,

sido retido nos ancestrais devido à sua adaptação ao meio. Em outras palavras, a visão funcionalista de Darwin não eliminou o aspecto tipológico *per se*, dado que a modificação secundária retida em um ancestral pode incorporar-se ao *Bauplan* de uma linhagem, transformando-se, para o taxonomista, em uma propriedade primária. Dessa maneira, Darwin dilui a distinção radical entre propriedades primárias e secundárias, e posiciona o *Bauplan* em uma perspectiva histórica. Von Baer viu o processo de embriogênese como a transformação que vai do mais geral, ou característico do filo (*Bauplan*), até o mais específico. Para Darwin, a observação de Von Baer sugeria a existência de um processo evolutivo que vai do mais geral, ou presente no ancestral comum, até o mais específico, fundado no fato de que evolutivamente seja possível acrescentar variações ao desenvolvimento. Dessa maneira, Darwin acabou com a subordinação do indivíduo ao tipo estático, fazendo com que a espécie deixasse de ser uma essência platônica para transformar-se em uma realidade histórica⁸.

3.2 Darwin, a unidade de tipo e a recapitulação de Haeckel

Darwin explicou a unidade de tipo pela existência de um ancestral comum. Ou seja, não eliminou o pensamento tipológico, mas o colocou em uma perspectiva histórica⁹. Diz Darwin:

Por unidade de tipo entende-se o acordo fundamental em estrutura, que se vê em seres orgânicos da mesma classe, e que é bastante independente de seus hábitos de vida. Em minha teoria, a unidade de tipo é explicada pela unidade de descendência (DARWIN, 1859, p. 179).

Esse é, sem dúvida, um dos aspectos centrais da revolução darwinista. Nesse sentido, aceitamos as teses de Richards (1998), que apontou a importância que o pensamento derivado da filosofia germânica teve em Darwin e da qual ele se aproximou pelo seu interesse em explicar o desenvolvimento embriológico. Darwin foi um estudioso da

todos os animais são variações do mesmo arquétipo ou plano fundamental. Esse plano corporal é construído durante o desenvolvimento embrionário e no “estado filotípico” exibe todas as características definitórias do plano corporal do adulto. Raff define o plano corporal como “um padrão básico de organização anatômica compartilhado por um grupo de animais, por um *phylum*, no nível mais alto de diferenciação” (RAFF, 1996, p. 30). Segundo este autor, o conceito evolutivo de plano corporal (*body plan*) refere-se aos traços anatômicos evolutivamente compartilhados e modificados de um grupo de animais. Os traços compartilhados são reconhecidos como homólogos entre os membros desse grupo.

⁸ A respeito do conceito de espécie acolhemos o conceito biológico de espécie (CBE) de Mayr, esclarecendo que qualquer variação ocorre dentro do tipo mais geral, de modo que no caso em que novas variações gerem, por exemplo, uma nova espécie, esta compartilha, em um nível mais geral, as características do tipo anterior.

⁹ Uma ideia que pode ser derivada da explicação darwinista do tipo a partir de um ancestral comum é a da existência de classes naturais no mundo biológico. Nesse âmbito, a essência não mais está na posse de características universais compartilhadas por todos os membros de uma classe, mas radica em sua história compartilhada de ancestralidade — origem — comum. Uma defesa da existência de classes naturais em biologia a partir de essências históricas é feita por Griffiths (1999) e Okasha (2002); cf. Ereshefsky — no prelo.

obra de von Baer e reconheceu, em sua interpretação das leis do desenvolvimento, que nos estágios precoces da ontogenia ocorre a construção do plano corporal próprio dos *phyla*, a partir do qual se diferenciam as ontogenias de cada uma das classes pertencentes a um filo definido. Mas diferentemente do próprio von Baer e de Owen, essa estrutura era para Darwin uma reminiscência de um ancestral comum que deveria ter existido alguma vez em vida livre e que teria sido retido pela sua adaptação às condições locais de existência nas quais viveu. Mas não bastava identificar no embrião a forma ancestral correspondente ao *Bauplan* (e que, para efeitos dessa discussão, identificamos com o ‘estado filotípico’).¹⁰ Para poder fazer depender a variabilidade evolutiva de mínimas variações secundárias era necessário aceitar o princípio de recapitulação, que em Haeckel iria adquirir, posteriormente, o caráter de lei. A distinção entre propriedades primárias e secundárias é superada completamente quando se transforma na distinção entre etapas precoces e tardias da ontogenia. A recapitulação haeckeliana supõe a possibilidade de acrescentar etapas ou passos de maior diferenciação e, ao mesmo tempo, uma atividade compressora, que faz com que as características apareçam na descendência em uma etapa anterior à que apareceram pela primeira vez no ancestral. Dessa maneira, a adição de etapas não implica um alongamento excessivo das ontogenias e traz como consequência que se dilua a distinção entre características primárias e secundárias. De acordo com a recapitulação, as formas ancestrais de vida em suas etapas juvenis determinaram tendências evolutivas mediante mudanças de hábito e comportamento diante das exigências do ambiente e, na medida em que algumas destas modificações foram aparecendo em estágios de desenvolvimento mais precoces, transformaram-se em parte do plano corporal das espécies descendentes. Ou seja, o *Bauplan* não apenas obedece a leis físicas, mas também é histórico e contingente:

Ao nascimento, as sucessivas modificações de estrutura sendo acrescentadas ao germe quando (até mesmo na infância) a organização é maleável, essas modificações se tornam tão fixas quanto se fossem acrescentadas a velhos indivíduos, durante milhares de séculos — cada um de nós, portanto, é tão velho quanto o mais velho dos animais, e passou por tantas mudanças quanto todas as espécies (DARWIN, 1838, p. 84).

Posteriormente, Darwin, na *Origem*, reafirma a ideia de que o embrião reflete a condição arquetípica do *phylum*, a partir da qual as diferentes espécies divergem no desenvolvimento. Segundo Darwin, essa era uma confirmação do fato da descendência com modificação a partir de ancestrais comuns:

Agassiz insiste em que animais ancestrais lembram, até certo ponto, os embriões de animais recentes das mesmas classes; ou que a sucessão geológica

¹⁰O estado filotípico é a melhor referência objetiva do ‘plano corporal’, dado “que contém a associação mais conservadora de elementos construcionais” (RAFF, 1996, p. 210; ver também RIEPPEL, 2006).

de formas extintas é, em algum grau, paralela ao desenvolvimento embriológico de formas recentes. ... Mesmo assim, espero realmente ver isso se confirmar daqui em diante, pelo menos no que diz respeito a grupos subordinados, que se ramificaram uns a partir dos outros em períodos relativamente recentes. Essa doutrina de Agassiz está bem de acordo com a teoria da seleção natural. Em um futuro capítulo, tentarei demonstrar que o adulto difere de seu embrião devido a variações intercorrentes em uma etapa não muito precoce, que são herdadas em uma idade correspondente. Esse processo, embora deixe o embrião praticamente inalterado, acrescenta continuamente, no transcorrer de sucessivas gerações, mais e mais diferença ao adulto. Portanto, o embrião acaba sendo deixado como uma espécie de retrato, preservado pela natureza, da condição ancestral e menos modificada de cada animal (DARWIN, 1997, p. 283-284).

Vejam a aplicação dessas ideias à origem dos vertebrados. Presume-se que os vertebrados se originaram a partir dos urocordados (*Urochordata*) ou tunicados (*Tunicata*) marinhos. Estes apresentam, em seu estágio larvar, uma estrutura óssea primitiva denominada notocórdio (ou notocorda), que é absorvida no estágio adulto, quando o organismo adota o estado sésil que bombeia água para coletar o alimento suspenso. Nos tunicados, o notocórdio aparece na larva e inerva a cauda que constitui as duas terças partes da estrutura, ao mesmo tempo que insinua uma diferenciação de órgãos internos. A partir desse grupo evoluíram os cefalocordados (desse grupo sobrevive hoje o anfioxo), que possuem cabeça e, apesar de ainda não terem desenvolvido a estrutura óssea do esqueleto, têm a forma de verme com cabeça e cauda. O interessante é que as formas adultas dos cefalocordados são parecidas com as formas larvais dos tunicados. Esse processo, denominado *pedomorfose*, dá lugar a uma evolução por neotenia. Não há necessidade de completar o ciclo de vida anterior, dado que a reprodução ocorre em uma etapa juvenil. Assim, podemos afirmar com veemência que não existia nenhum plano da natureza para produzir vertebrados, não existia sequer uma tendência que pudesse levar ao aparecimento do filo. Na verdade, foi algo que se definiu nas condições contingentes de vida em que a seleção natural favoreceu as variantes de tunicados, que surgiram nas populações, que apresentavam um adiantamento na capacidade de reprodução e, portanto, deixavam descendência antes de concluir seu ciclo de vida. Uma vez que as formas larvais de tunicados não eram presas fáceis dos predadores, como sim eram as formas sésseis adultas, podemos dizer nesse caso que, em vez de plano natural, houve uma situação historicamente contingente que abriu caminho para a evolução dos vertebrados, os quais não apenas se consolidaram, mas diversificaram-se conservando o mesmo tipo ou arquitetura fundamental.

3.3 Bauplan e estado filotípico

Sendo assim, o *Bauplan* poderia ser definido como a estrutura ancestral cuja formação dependia em maior grau de forças físicas agindo sobre as células em seu processo de diferenciação no ambiente “estável” do ovo, além das modificações introduzidas na forma adulta dos ancestrais e fixadas pela ação da seleção natural. O trabalho de Newman e colaboradores reforça estas ideias de dependência física das características básicas dos planos corporais (NEWMAN; COMPER, 1990; NEWMAN, 2003a, p. 221-240, 2003b, p. 169-174; MÜLLER; NEWMAN, 2003, p. 3-10; NEWMAN et al., 2006)¹¹. Em outras palavras, quanto mais precoces forem as características, mais dependem de fatores físicos. A emergência do *Bauplan* pode ser percebida como uma convergência dada por forças físicas, dado que a partir de diferentes tipos de ovo, nas diversas classes de vertebrados e seguindo diferentes padrões de divisão, chega-se, não obstante, a uma estrutura altamente restrita e que possui as simetrias e domínios estruturais, como, por exemplo, a de todos os invertebrados por um lado e a de todos os vertebrados pelo outro. Isso é o que se denomina ‘estado filotípico’. A seguinte figura ilustra esse fato:

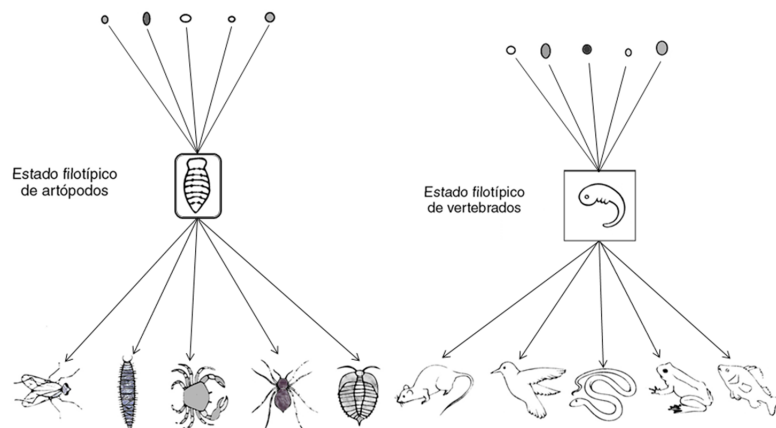


Figura 1: Estado filotípico em cordados (farínge) e em artrópodos (“banda segmentada”) a partir do qual as ontogenias diferem (Tomado de Barbieri, 2003, p. 198). É usado o modelo de “relógio de areia” (hourglass model) (RAFF, 1996) ou “egg-timer” (DUBOULE, 1994). Este modelo representa de maneira adequada a divergência que ocorre tanto nas etapas precoces quanto nas tardias do desenvolvimento, em contraste com a semelhança que ocorre nas etapas intermediárias (cf. HALL, 1999). Nas palavras de Raff: “tanto as etapas precoces quanto as tardias, no desenvolvimento, evoluem de maneira relativamente livre, em comparação com as etapas intermediárias (as quais se reconhecem como ‘filotípicas’)” (1996, p. 210).

¹¹De acordo com estes autores, muitas das características básicas da forma orgânica obedecem a propriedades físicas genéricas (não codificadas no DNA). Mencionam que certos atributos físicos dos conglomerados celulares e de tecidos, tais como difusão, aderência diferencial, oscilação e processo conjunto de reação-difusão, estiveram presentes na origem dos planos corporais, agindo como causas da forma que adquiriram. Segundo esses trabalhos, tais propriedades gerativas persistem de maneira fundamental no desenvolvimento de todos os seres vivos desde então, sendo as causas fundamentais de traços como formação de cavidades, de compartimentos, camadas múltiplas, segmentação etc. Segundo os autores mencionados, os conglomerados celulares ancestrais (há 700 milhões de anos) poderiam ter se comportado como líquidos, possuindo elasticidade e tendo propriedades tanto de matéria mole (*soft matter*) como de meio excitável (*excitable media*) (NEWMAN, 2003a; NEWMAN; FORGACS; MÜLLER, 2006).

3.4 Descontinuidade das formas no morfoespaço

A discussão anterior corrobora a intuição lamarckiana de que a organização biológica primária obedece a processos físico-químicos. Também é possível ver a participação de processos físicos na definição de padrões de organização, exemplificada no trabalho de D'Arcy Thompson (1942)¹²:

Células e tecidos, concha e osso, folha e flor são todos porções de matéria, e o fato de que suas partículas tenham sido movidas, moldadas e conformadas segue as leis da física. ... Seus problemas de forma são, em primeira instância, problemas matemáticos, e seus problemas de crescimento são essencialmente problemas físicos. O morfologista é, *ipso facto*, um estudioso da ciência física (THOMPSON, 1942, p. 7-8).

Mas diferentemente de Lamarck, para quem as forças físicas atuavam em consonância com o plano da natureza e, portanto, de um modo determinista, hoje em dia, podemos dizer que em condições de afastamento do equilíbrio termodinâmico a auto-organização produz mais do que um único padrão estrutural.

Essa ideia, originada em Maxwell (1879), foi formalizada por Prigogine et al. (1984). De modo similar, a ideia aparece em Wright (cf. DOBZHANSKY, 1951, p. 10) e é retomada por Kauffman (1993), com sentido que as formas existentes se agrupam de maneira heterogênea em um espaço morfogenético ou paisagem adaptativa rugosa, em grupos claramente diferenciados e sem formar nenhum *continuum* isotrópico (o que suporia deslocamentos graduais em todas as direções). No caso das paisagens adaptativas de Wright e Kauffman, a distribuição aleatória dos picos adaptativos obedece a fatores estruturais derivados da conectividade gênica (figura 2), mostrando que, de fato, há uma restrição estrutural que impede que certas configurações se apresentem, porque perdem a coerência interna exigida por Whyte (1965):

Os gráficos do experimento mental de Alberch (1982) a respeito das constrições do desenvolvimento podem ser interpretados como ilustração desse ponto:

¹²Essas ideias foram desenvolvidas posteriormente por teóricos da auto-organização, como Goodwin (1994) e Kauffman (1993, 1995).

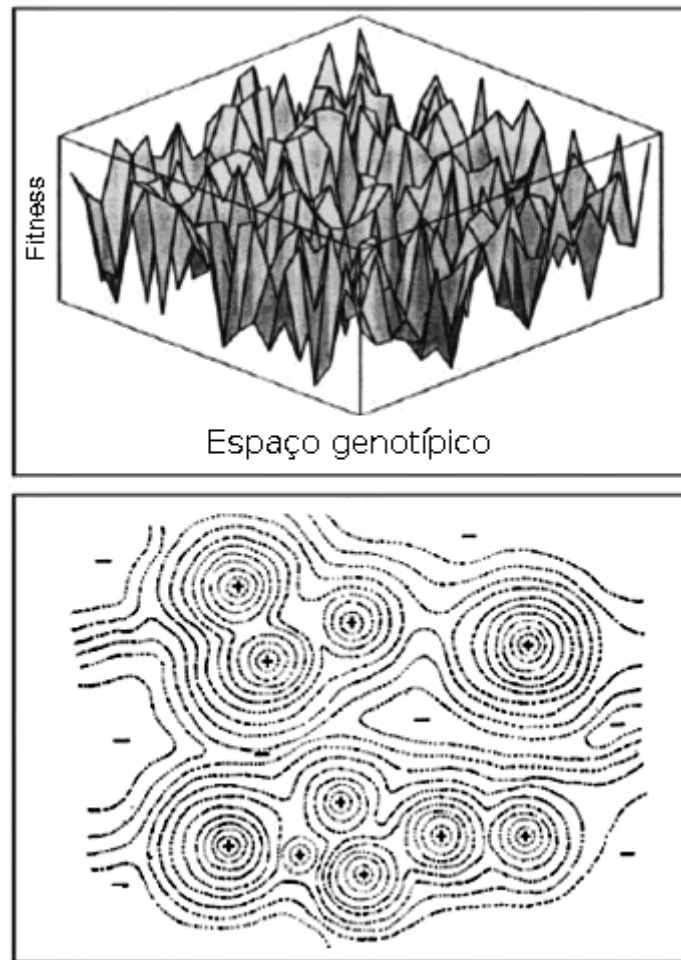


Figura 2: Acima, paisagem adaptativa com múltiplos picos, tal como foi previsto por Kauffman (1993, p. 33-67). Abaixo, paisagem adaptativa proposta por Wright e tomada de Dobzhansky (1951, p. 10).

Das duas opções mostradas pelo gráfico de Alberch, a que ocorre na verdade é a primeira, H_2 , dado o caráter descontínuo dos espaços de formas, onde não há transições graduais entre elas, mas, sim, reconfigurações devidas a fatores tanto internos quanto externos. A corrente mais popular do neodarwinismo assume que pode haver deslocamentos graduais em todas as direções no espaço de seqüências (representados na figura 3 por H_1), apesar de que as formas fenotípicas ficam presas nos picos adaptativos, não necessariamente contíguos (cf. ENDLER, 1986; RAFF, 1996; ARTHUR, 2000; ANDRADE, 2007; NIJHOUT, 2007)¹³. Ou seja, a muitos genótipos corresponde um único fenótipo, dada a grande quantidade de variação neutra possível. Por essa razão, enquanto a variação no espaço genotípico é teoricamente contínua, a variação fenotípica é tipicamente discreta (ou descontínua), uma vez que entre uma forma e outra mantém-se um nível de estabilidade termodinâmica e não se interpõe apenas uma modificação em

¹³É importante mencionar que autores centrais para a teoria neodarwinista, como Dobzhansky (1974), Jacob (1977) ou Endler (1984), estavam longe de sustentar a premissa de variação isotrópica (cf. MARTÍNEZ; MOYA, 2009). Essa ideia de variação ilimitada e isotrópica é atribuída usualmente a Mayr e Dawkins (1982).

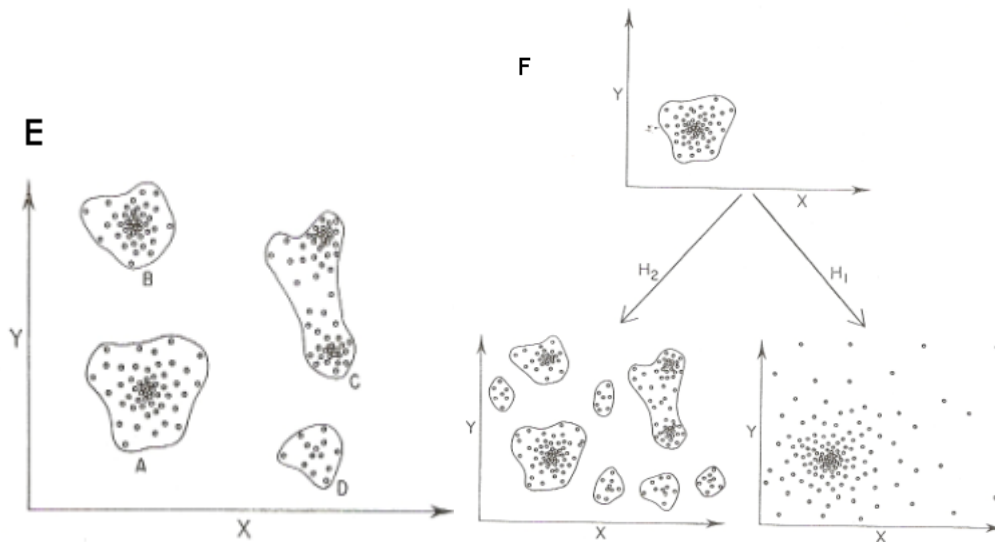


Figura 3: *E* é uma hipotética representação bidimensional do morfoespaço e da distribuição atual e discreta dos morfotipos. *F* ilustra dois fatos que poderiam ocorrer se tomássemos apenas o conjunto original *A* como ponto de partida e caso fosse suprimida, hipoteticamente, a seleção natural na evolução do morfoespaço. Em *H*, o morfoespaço iria se povoando paulatinamente de maneira uniforme; em *H*, a distribuição dos morfotipos permanece praticamente sem variação. Tomado de Alberch (1982).

sequência. O estudo de Schuster (1997, 2001) sobre a relação entre sequências e formas nos RNA mostra uma descontinuidade das formas dobradas, enquanto o espaço de sequências é contínuo. A seleção natural retém as formas funcionais que se situam dentro de certos limiares de estabilidade termodinâmica e corresponderiam a tipos contingentes. O modelo mais simples para estudar a relação genótipo-fenótipo é o de dobradura do RNA, dado que uma molécula de RNA possui simultaneamente genótipo (sequência replicável) e fenótipo (forma selecionável). Inicialmente, pensava-se que as relações entre o espaço de sequências possíveis e o espaço de formas eram bijetoras (uma sequência – uma estrutura). Contudo, foi demonstrado que, na verdade, a relação é de “muitas sequências – uma estrutura”, devido a restrições físico-químicas impostas à dobradura das macromoléculas (FONTANA; SCHUSTER, 1998a, 1998b). Mesmo que a mutação gênica ocorra de forma aleatória, as consequências fenotípicas dependem do contexto gênico no qual se expressam (STADLER et al., 2001). As simulações sobre processos de transição entre formas, à medida que se acumulam mutações, mostram um padrão de equilíbrio pontuado (ver figura 4), ou seja, períodos estacionários seguidos de períodos adaptativos. Nos estacionários, há acumulação de mutações neutras e sem efeito fenotípico.

3.5 A transição entre tipos e a paisagem epigenética

Também podemos dizer que a transição de um tipo para outro é evolutivamente possível e poderia ser entendida levando-se em consideração a imagem da paisagem epigenética de Waddington (1957). No caso do desenvolvimento celular, os limiares

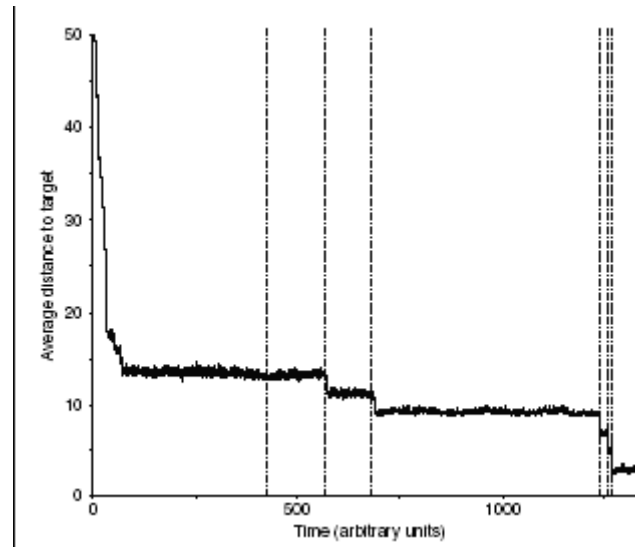


Figura 4: Trajetórias evolutivas de RNA. As simulações computacionais de histórias evolutivas de RNA têm um padrão de equilíbrio pontuado. Ou seja, períodos estacionários (que no gráfico são as regiões planas) acompanhados de períodos adaptativos (são os períodos em que diminui a distância média para chegar ao x mínimo de energia livre (m.e.l.), objetivo ou real). O eixo Y é a distância média da população com respeito à forma alvo (*target*); o eixo X é o tempo (unidades arbitrárias) que a população leva para chegar até a forma alvo (tomado de: Fontana, 2002).

são ultrapassados pela interação com substâncias presentes no ambiente. Da mesma maneira, no caso das proteínas há certas formações tridimensionais que se tornam mais prováveis pela interação com co-fatores iônicos ou pela presença de chaperonas. Contudo, uma vez que se estabiliza uma configuração determinada, o caminho se aprofunda e cada vez se torna menos possível retornar à configuração anterior. As ideias de entrincheiramento gerativo (WIMSATT, 1986, 2007) e de constrição histórica (GOULD, 1989, 2002) reforçam esse ponto¹⁴. Por isso, segundo nosso juízo, é muito ilustrativo que a paisagem epigenética de Waddington (figura 5) mostre um gradiente ou tendência a “decrecer”, ultrapassando o limiar em pontos de instabilidade e fazendo com que o retorno à configuração inicial seja impossível. A evolução e a transformação são irreversíveis, mas novas bifurcações, com seus correspondentes vales e caminhos, são suscetíveis de aparecer, de modo que os tipos contingentes no futuro emergem a partir das possibilidades plásticas nos tipos do presente, mas sempre correspondem a maiores graus de especificação que os existentes.

Por essa razão, os tipos não são universais nem necessários: a seleção estabiliza o tipo dentro daquilo que as condições físicas permitem, ao reter as interações com o ambiente que os estabilizam. A distinção entre primário (auto-organização) e secundário (adaptação contingente) dilui-se, eliminando (assim como fez Darwin) a noção essencialista de

¹⁴Tanto o conceito de ‘entrincheiramento gerativo’ (WIMSATT, 1986, 2007) como o de ‘constrição histórica’ (GOULD, 1989, 2002) capturam o fato da dependência de trajetória (*path-dependance*). Há dependência de trajetória quando as condições iniciais de um processo têm efeitos fundamentais sobre seus resultados finais — o que em física se conhece como sistemas “não holonômicos”. Rasskin-Gutman & Esteve-Altava (2008) sustentam algo similar com respeito às constrições do desenvolvimento.

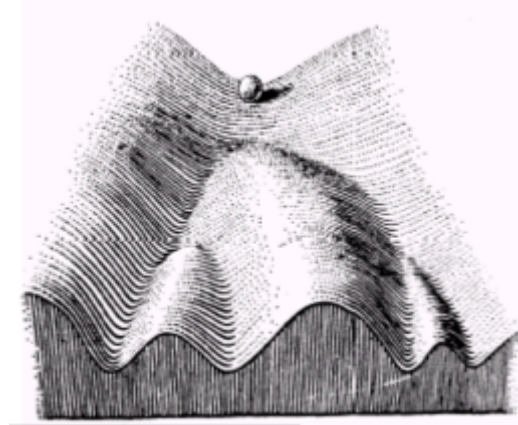


Figura 5: A paisagem epigenética representa uma interface dinâmica entre os genes e o meio ambiente, na qual se abrem umas vias de desenvolvimento que vão se reconfigurando à medida em que o processo transcorre. A bola na parte superior representa uma célula totipotente indiferenciada, e as posições na parte inferior correspondem às células diferenciadas. Os vales profundos correspondem a caminhos de desenvolvimento estáveis e as bifurcações a pontos de desequilíbrio em que pequenas perturbações provocadas por fatores do meio ou por mutações gênicas podem fazer com que o sistema opte por uma via ou por outra (Figura modificada de Waddington, 1957).

tipo. A passagem de um tipo para outro deveria ser detectável no momento da transição; mais do que isso, cada um corresponderia a uma das formas ou fenótipos alternativos que uma determinada espécie pode adquirir, mas sua estabilização em condições locais independentes (alopatria), ou no mesmo ambiente mas com modos de vida divergentes (simpatria), daria lugar a espécies ou tipos independentes. O tipo real inclui o primário, gerado por auto-organização, e o adquirido evolutivamente, que se manifesta em etapas precoces da ontogenia, independentemente das condições atuais do ambiente. Mas devemos lembrar que essas características primárias alguma vez foram secundárias, à medida que correspondiam a modificações dependentes das condições de vida dos ancestrais. Exemplos dessa transição têm sido descritos por Kirschner e Gerhardt (2005, p. 96-108) no nível molecular, tomando como exemplo o caso da evolução das globinas. Em sua forma ancestral a globina oscilava entre duas configurações estruturais, alfa e beta, que se expressavam em ambientes celulares diferentes. Posteriormente, devido a uma duplicação gênica, elas estabilizaram, dando lugar a dois genes claramente diferentes, com graus de especificidade estrutural e funcional diferentes. Essa análise é inteiramente congruente com a que foi apresentada por Balbin e Andrade (2004) sobre a estabilidade estrutural das proteínas em vales de estabilidade termodinâmica, dependentes não só da sequência, mas também da presença de co-fatores do meio. As transições entre formas fenotípicas alternativas supõem que a barreira ou limiar de estabilidade de Waddington é ultrapassada, fenômeno que, no caso de moléculas como o RNA e as proteínas que apresentam processos de dobradura (equiparáveis à ontogenia), é medido com parâmetros de estabilidade termodinâmica e níveis de energia. Para o caso das espécies, a estabilidade estrutural é função não apenas de sua constituição genética, mas também das interações intra e interespecíficas, da exploração de novos comportamentos, hábitos,

modos de vida, alimentação, uso e desuso, os quais se intensificam com mudanças no ambiente.

4 Conclusões

O pensamento populacional não acabou com o pensamento tipológico. Ambas as aproximações têm algo de verdade: existem tipos contingentes e não essências platônicas e, além disso, as variações dos indivíduos na população são fundamentais para a evolução. Os indivíduos de uma população variam dentro de um tipo ou estado morfológico estável respeitando certos limiares, como resultado da conjunção de fatores históricos, estruturais e funcionais. O triângulo da morfologia construcional de Seilacher (1970) representa a necessidade de levar em consideração essa pluralidade causal¹⁵. O tipo estaria definido por um conjunto de restrições de natureza e grau diferentes, dependendo da localização de sua forma no interior do triângulo e da sua distância relativa aos vértices:

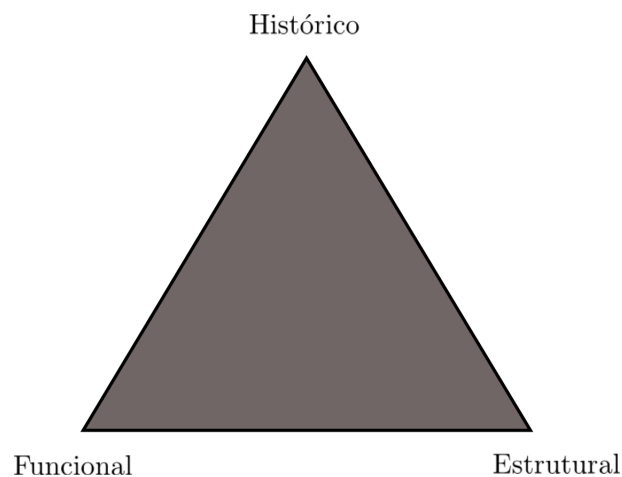


Figura 6: Diagrama triangular original de Seilacher, usado em seu trabalho sobre morfologia construcional. Este triângulo representa, em cada um de seus vértices, as causas básicas da forma: funcionais (adaptações imediatas a circunstâncias do ambiente), históricas (herdadas por homologia, qualquer que seja sua base de origem ancestral), estruturais (emergem como consequências físicas de outras características, ou diretamente das forças físicas agindo sobre materiais biológicos). A importância causal de cada um dos fatores (funcionais, históricos ou arquitetônicos) na construção de qualquer forma biológica pode ser discriminada de acordo com a posição no triângulo que ela venha a ocupar. Modificado de Seilacher, 1970, p. 394.

¹⁵Triângulo retomado, dentre outros, por Gould (1989, 2002). Gould dá-lhe o nome de 'triângulo aptivo'. Contudo, achamos que não há diferença essencial entre a proposta de Seilacher e a de Gould, razão pela qual preferimos nos remeter ao primeiro (e assim evitar a injustificável e difundida crença de que a ideia do triângulo é originalmente de Gould. Em nosso modo de ver, este último não deu o suficiente crédito a Seilacher na origem e utilidade do gráfico). [Nota do Org.: seguindo a terminologia do cap. 7, e tendo em vista uma uniformização, a expressão *aptive triangle*, proposta por Gould, poderia ser traduzida como 'triângulo de aptação'. Como discutido em detalhes no cap. 7, o conceito mais geral de 'aptação' foi proposto por este biólogo de modo a enfeixar tanto o conceito de 'adaptação' como o de 'exaptação'.]

Na primeira parte deste capítulo vimos que na dicotomia tradicional entre pensamento populacional e tipológico, defendida por Mayr e Sober, a ideia de tipo é geralmente associada à ideia de essência platônica. Da mesma maneira, eles interpretam Darwin como sendo o principal promotor do pensamento estatístico e estritamente variacional em evolução. Pelo contrário, nós mostramos que é possível encontrar uma noção de tipo que não tenha implícita uma carga essencialista: o tipo é definido historicamente (e, portanto, de maneira contingente). Isso em plena concordância com a mesma concepção de Darwin a respeito da origem compartilhada por ancestrais comuns das diversas formas biológicas. Para Darwin, esta última é a causa da semelhança estrutural entre elas. Em outras palavras, ele não abandona, em absoluto, a noção de tipo; simplesmente a reformula em termos históricos e não essencialistas (como na passagem previamente citada):

Geralmente se aceita que todos os seres orgânicos foram formados a partir de duas grandes leis: Unidade de Tipo e Condições de Existência. Por unidade de tipo entende-se o acordo fundamental em estrutura, que se vê em seres orgânicos da mesma classe, e que é bastante independente de seus hábitos de vida. Em minha teoria, o tipo é explicado pela unidade de descendência (DARWIN, 1859, p. 179)

Compartilhamos com Darwin um espírito pluralista e acreditamos que para entender de uma forma mais adequada a origem, desenvolvimento e evolução da forma orgânica é necessário fazer uma aproximação que envolva fatores seletivos, estruturais e históricos, uma vez que uma conjunção desses fatores foi a causa de cada uma das formas biológicas que surgiram em nosso planeta. Nosso trabalho interdisciplinar seguiu essa iniciativa.

Referências bibliográficas

ALBERCH, P. Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER, J. T. (Ed.). *Evolution and development*. Berlin: Springer, 1982. p. 313-332.

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

ANDRADE, E. Las interrelaciones entre genotipo, fenotipo y medio ambiente: una aproximación semiótica al debate entre evolución y desarrollo. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 57-97.

ARIEW, A. Population thinking. In: RUSE, M. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 64-86.

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

BALBÍN, A.; ANDRADE, E. Protein folding and evolution are driven by the Maxwell demon activity of proteins. *Acta Biotheoretica*, v. 52, n. 3, p. 173-200, 2004.

BARBIERI, M. *The organic codes: an introduction to semantic biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

BRIGANDT, I. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology and Philosophy*, v. 22, n. 5, p. 709-725, Nov. 2007.

DARWIN, C. Notebook E. In: BARRET, P. et al. (Ed.). *Charles Darwin's notebooks, 1836-1844: geology, transmutation of species, metaphysical enquiries*. Ithaca: Cornell University Press, 1987. p. 418.

DARWIN, C. *On the origin of species: by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859.

DAWKINS, R. *The extended phenotype: the long reach of the gene*. Oxford: Oxford University Press, 1999.

DOBZHANSKY, T. G. Chance and creativity in evolution. In: AYALA, F. J.; DOBZHANSKY, T. G. (Ed.). *Studies in the philosophy of biology: reduction and related problems*. Berkeley: University of California Press, 1974.

DOBZHANSKY, T. G. *Genetics and the origin of species*. 3rd ed. New York: Columbia University Press, 1951.

DUBOULE, D. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development Supplement*, p. 135-142, 1994.

ENDLER, J. A. *Natural selection in the wild*. Princeton: Princeton University Press, 1986.

ERESHEFSKY, M. Natural kinds in biology. In: CRAIG, E. (Ed.). *Routledge encyclopedia of philosophy*. London: Routledge, [200-]. No prelo.

FONTANA, W. Modelling "evo-devo" with RNA. *Bioessays*, v. 24, n. 12, p. 1164-1177, Dec. 2002.

FONTANA, W.; SCHUSTER, P. Shaping space: the possible and the attainable in RNA genotype-phenotype mapping. *Journal of theoretical Biology*, v. 194, n. 4, p. 491-515, Oct. 1998a.

FONTANA, W.; SCHUSTER, P. Continuity in evolution: on the nature of transitions. *Science*, v. 280, n. 5368, p. 1451-1455, May 1998b.

GOODWIN, B. *How the leopard changed its spots: the evolution of complexity*. New York: C. Scribner's Sons, 1994.

GOULD, S. J. A Developmental constraint in cerion, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, v. 43, n. 3, p. 516-539, 1989.

GOULD, S. J. Darwin and Paley meet the invisible hand. *Natural History*, v. 99, p. 8-16, Oct. 1999.

GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2002.

GRIFFITHS, P. Squaring the circle: natural kinds with historical essences. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 209-228.

HALL, B. K. *Evolutionary developmental biology*. London: Chapman & Hall, 1999.

HULL, D. The history of the philosophy of biology. In: RUSE, M. (Ed.). *The Oxford handbook of philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008. p. 11-33.

JACOB, F. Evolution and tinkering. *Science*, v. 196, n. 4295, p. 1161-1166, Jun. 1977.

KAUFFMAN, S. A. *At home in the universe: the search for laws of self-organization and complexity*. New York: Oxford University Press, 1995.

KAUFFMAN, S. A. *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. New York: Oxford University Press, 1993.

KIRSCHNER, M. W.; GERHART, J. C. *The plausibility of life: resolving Darwin's dilemma*. New Haven: Yale University Press, 2005.

LAMARCK, J-B. *Filosofía Zoológica*. Barcelona: Alta Fulla, 1986.

LAUBICHLER, M.; MAIENSCHEIN, J. Embryos, cells, and organisms: reflections on the history of evolutionary developmental biology. In: SANSOM, R.; BRANDON, R. N. (Ed.). *Integrating evolution and development: from theory to practice*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 1-24.

MARTÍNEZ, M. La selección natural y su papel causal en la generación de la forma. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 19-35.

MARTÍNEZ, M.; MOYÁ, A. Selección natural, creatividad y causalidad. *Teorema*, v. 28, n. 2, p. 71-94, 2009.

MAXWELL, J. C. Letter to F: Galton 26 February 1879. In: HARMAN, P. M. (Ed.). *The scientific letters and papers of James Clerk Maxwell*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. p. 761-763. v. 3.

MAYR, E. One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Cambridge: Harvard University Press, 1991.

MAYR, E. Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Cambridge: Harvard University Press, 1988.

MAYR, E. Typological vs. population thinking. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 2006. p. 325-328.

MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. The forgotten cause in evolutionary theory. In: MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. (Ed.). *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge: MIT Press, 2003. p. 3-10.

MULLER, G. Six memos for Evo-Devo. In: LAUBICHLER, M. D.; MAIENSCHEIN, J. (Ed.). *From embryology to Evo-Devo: a history of developmental evolution*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 499-524.

NEWMAN, S. From physics to development: the evolution of morphogenetic mechanisms. In: MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. (Ed.). *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge: MIT Press, 2003a. p. 221-240.

NEWMAN, S. Hierarchy. In: HALL, B. K.; OLSON, W. M. (Ed.). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003b. p. 169-174.

NEWMAN, S.; COMPER, W. Generic physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation. *Development*, v. 110, n. 1, p. 1-18, Sept. 1990.

NEWMAN, S.; FORGACS, G.; MÜLLER, G. B. Before programs: the physical origination of multicellular forms. *The International Journal of Developmental Biology*, v. 50, n. 2-3, p. 289-299, 2006.

NIJHOUT, F. Complex traits: genetics, development, and evolution. In: SANSOM, R.; BRANDON, R. N. (Ed.). *Integrating evolution and development: from theory to practice*. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 93-112.

OKASHA, S. Darwinian metaphysics: species and the question of essentialism. *Synthese*, v. 131, n. 2, p. 191-213, May 2002.

- OSPOVAT, D. The development of Darwin's theory: natural history, natural theology, and natural selection, 1838-1859. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- PALEY, W. Natural teology: or, evidences of the existence and attributes of the Deity, collected from the appearances of nature. London: Charles Knight, 1836.
- PEIRCE, C. S. The fixation of belief. *Popular Science Monthly*, v. 12, p. 1-15, Nov. 1877.
- PLUTYNSKI, A. Explaining how and explaining why: developmental and evolutionary explanations of dominance. *Biology and Philosophy*, v. 23, n. 3, p. 363-381, Jun. 2008.
- PRIGOGINE, I.; STENGERS, I. *Order out of chaos: man's dialogue with nature*. Toronto: Bantam Boks, 1984.
- RAFF, R. A. *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: University of Chicago Press, 1996.
- RASSKIN-GUTMAN, D. Nuevos horizontes de la biología teórica. *Ludus Vitalis*, v. 16, n. 30, p. 229-232, 2008.
- RASSKIN-GUTMAN, D.; ESTEVE-ALTAVA, B. The multiple directions of evolutionary change. *Bioessays*, v. 30, n. 6, p. 521-525, Jun. 2008.
- RICHARDS, R. J. *El Significado de la evolución: la construcción morfológica y la reconstrucción ideológica de la teoría de Darwin*. Madrid: Alianza, 1999.
- RIEPEL, O. Type in morphology and philogeny. *Journal of Morphology*, v. 267, n. 5, p. 528-535, Feb. 2006.
- SCHUSTER, P. Evolution in silico and in vitro: the RNA model. *Biological Chemistry*, v. 382, n. 9, p. 1301-1314, Sept. 2001.
- SCHUSTER, P. Genotypes with phenotypes: adventures in an RNA toy world. *Biophysical Chemistry*, v. 66, n. 2-3, p. 75-110, Jun. 1997.
- SCHWEBER, S. S. The origin of the origin revisited. *Journal of the History of Biology*, v. 10, n. 2, p. 229-316, 1977.
- SEILACHER, A. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia*, v. 3, n. 4, p. 393-396, 1970.
- SOBER, E. Evolution, population thinking, and essentialism. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 2006. p. 329-359.
- SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993.

STADLER, B. M. R. et al. The topology of the possible: formal spaces underlying patterns of evolutionary change. *Journal of Theoretical Biology*, v. 213, n. 2, p. 241-274, Nov. 2001.

THOMPSON, D. W. *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press, 1942.

WADDINGTON, C. H. *The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology*. London: Allen & Unwin, 1957.

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

WIMSATT, W. C. Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction. In: BECHTEL, W. (Ed.). *Integrating scientific disciplines*. Dordrecht: M. Nijhoff, 1986. p. 185-208.

WIMSATT, W. C. *Re-engineering philosophy for limited beings: piecewise approximations to reality*. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

WUKETITS, F. The theory of biological evolution: historical and philosophical aspects. In: WUKETITS, F. M.; ANTWEILER, C. (Eds.). *Handbook of evolution*. Weinheim: Wiley-VCH, 2005. p. 57-85. v. 2.

NÍVEIS E UNIDADES DE SELEÇÃO: O PLURALISMO E SEUS DESAFIOS FILOSÓFICOS

Estela Santilli

É menos conhecido dos investigadores filosóficos que existam determinados elementos de conhecimento que não são governados pela ideia de verdade, mas se devem a resoluções volitivas, e embora influenciem em muito a formação de todo o sistema de conhecimento, não tocam seu caráter de verdade (Reichenbach, H. *Experience and prediction*).

1 Introdução

Waters (2005), em uma análise do prolongado debate sobre os “níveis de seleção”, inclui a citação que abre este capítulo e adota a categoria de variantes deliberadas (*volitional bifurcations*) para as teorias alternativas propostas para modelar, de forma diferente, as mesmas situações.

Neste trabalho, faço uma revisão de aspectos de um debate que se desenvolve no interior da teoria da evolução, uma das mais respeitadas e aceitas teorias da ciência contemporânea, cujo objeto é investigar os mecanismos que explicam a diversidade e os processos de mudança nos organismos vivos. Em seu seio, contudo, diversas controvérsias continuam incentivando a troca entre cientistas e filósofos. A questão das unidades e níveis de seleção é um dos debates mais disseminados no marco da teoria da evolução.

A primeira seção, uma rápida descrição da seleção natural, apresenta um conceito cuja categoria epistemológica, como fator causal na evolução, não tem obtido consenso. A segunda seção descreve o debate tradicional sobre as unidades de seleção, iniciado há mais de quatro décadas com as contribuições teóricas e a crítica de George Williams ao conceito de adaptação no nível de grupo. É uma resposta às ideias de seleção de grupo

defendidas por Wynne Edwards na década de sessenta. A terceira seção apresenta a novidade que ampliou o cenário do debate: a introdução e a adoção generalizada da teoria hierárquica de níveis de seleção, ou seleção em níveis múltiplos. De acordo com ela, é possível atribuir a ação da seleção a níveis superiores ao dos genes, sejam organismos, grupos, espécies ou outros de categoria superior, chegando até os domínios ecológico e social. Ainda que retomando a fundamentação da seleção de grupo, a pergunta sobre a unidade de seleção é reformulada com um enfoque pluralista. Aparentemente, esta seria a solução adequada. Não obstante, as diferentes versões do pluralismo são um detonador de novas polêmicas, as quais giram em torno de dois eixos: por um lado, a suficiência da suposta primazia de explicações no nível básico ou genético; e, por outro lado, a dicotomia convencional/real sobre o estatuto das entidades identificadas como unidades de seleção nos diferentes modelos. Ambos os fatores são importantes para determinar a contribuição causal à mudança evolutiva das entidades em cada nível. Embora, em princípio, uma posição redutiva ao nível inferior — genético — tenha persistido entre os evolucionistas, os esforços por sustentar a possibilidade da seleção de grupo, em um enfoque pluralista compatível com o realismo, estão fundados tanto em dados empíricos como na análise conceitual. A consequência epistemológica do debate é a revisão de alguns conceitos centrais da teoria da evolução: a relação entre os níveis de organização e sua origem em processos de transição evolutiva, a propriedade de herdabilidade e a noção de individualidade. Em sua transformação, o debate sobre unidades de seleção não apenas propiciou o surgimento de novas perguntas, mas também intensificou a discussão biológica-filosófica. E isso não é um resultado menor em uma controvérsia.

2 A seleção natural: sua formulação

O estatuto epistemológico do conceito e da teoria da seleção natural ainda está em discussão: a seleção natural é descrita como uma força (SOBER, 1984; GOULD, 2002); um fator causal (OKASHA, 2006; HODGE, 2004; BRANDON, 2008); um processo causal ao nível populacional (Millstein 2006); uma tendência ou consequência estatística ao nível populacional de eventos no nível mais básico, genético (MATTHEN; ARIEW, 2002¹; WALSH, 2004); um efeito funcional derivado de outras causas; ou, simplesmente, um nome aplicado à última etapa de uma série de eventos de reprodução e sobrevivência no complexo domínio dos seres vivos, ou seja, quase uma metáfora (THOMPSON, 2000).

Por outro lado, é bastante geral o consenso sobre os fatores que intervêm no processo de seleção: a existência de variação em alguma característica nos indivíduos de uma população, ou seja, variabilidade intra-específica; sua transmissão no processo de reprodução, ou herdabilidade. O crivo seletivo, por sua vez, ocorre em um ambiente de

¹ Matthen e Ariew (2002) atribuem a Darwin familiaridade com a natureza agregativa da seleção natural, resultado de nascimentos, mortes e acasalamentos de indivíduos.

competição em que o resultado² é a distribuição da característica e sua maior representação (o genótipo) na população. Por este processo de multiplicação, diz-se que uma característica possui uma determinada taxa de aptidão (*fitness*)³, um parâmetro da expectativa de maior reprodução e melhor aproveitamento dos recursos do ambiente pelos membros da população. Uma característica, uma estrutura ou pauta de comportamento, é uma adaptação.

O enunciado conjunto do mecanismo de seleção natural por Charles Darwin e Alfred Wallace no século XIX é uma formulação geral e abstrata que explica a causa da diversidade orgânica e da mudança evolutiva dos organismos. Nas décadas de 30, 40 e subsequentes, com o surgimento de uma síntese entre genética e evolução — a genética de populações —, a seleção natural instituiu-se como princípio fundamental da teoria sintética da evolução — também chamada neodarwinismo — com as contribuições de, dentre muitos outros, T. H. Morgan, R. Fisher, S. Wright e T. Dobzhansky. Desde então, a teoria da evolução só aumentou seu desenvolvimento teórico, suporte empírico e apresentação formal. Em debates muito difundidos durante o século XX, foi questionado o alcance e importância do princípio de seleção natural como um dos fatores, ao lado de outros, da mudança evolutiva. E — fato destacável — em cada uma dessas controvérsias tem sido recorrente voltar a interpretar e parafrasear as ideias de Darwin: qual foi o verdadeiro Darwin?⁴

A teoria contemporânea da evolução por seleção natural amadureceu por mais de um século. Muito conhecida é a formulação de Lewontin (1970), que considerou a potencialidade da seleção para operar em qualquer entidade que cumpra as seguintes condições:

1. Indivíduos diferentes em uma população têm diferentes morfologias, fisiologias e comportamentos (variação fenotípica).

² Darwin postulou o mecanismo de seleção e contribuiu com uma nota metodológica sobre as condições de sua possível refutação. Somente muito depois foi conseguida uma prova experimental da seleção natural (melanismo industrial em mariposas). Atualmente abundam as provas de laboratório e de campo que dão sustentação científica à seleção natural.

³ No âmbito filosófico, o conceito de aptidão é interpretado como uma propriedade disposicional, ou uma propriedade superveniente com dependência do nível inferior. Em biologia evolutiva *fitness* é um conceito comparativo referente ao sucesso reprodutivo médio de uma entidade ou a taxa da contribuição de um genótipo para a próxima ou as sucessivas gerações (FUTUYMA, 1998). Faz-se a distinção entre um conceito vernáculo ou corrente e um conceito preditivo (MATTHEN; ARIEW, 2002; KITCHER, 1984). A medida de aptidão é um parâmetro probabilístico que se refere ao número esperado de nascimentos. Há mais critérios para se compreender esse conceito.

⁴ O nome de Darwin geralmente é associado ao princípio de seleção natural. Gould e Lewontin (1979) destacam que ele aceitou outros mecanismos de mudança evolutiva. De acordo com Lewontin (1973), a contribuição principal e mais original de Darwin não foi o evolucionismo ou a seleção natural como a força principal da evolução, mas a substituição da concepção metafísica de variação orgânica por uma concepção materialista. Mayr (1991) distingue Darwin pela refutação do pensamento tipológico e por introduzir a concepção populacional no tratamento da evolução. Ele formula a teoria como uma subteoria do conjunto composto por: 1) a evolução como tal; 2) a evolução por descendência comum; 3) a origem da diversidade; 4) a gradatividade da mudança; e 5) a seleção natural.

2. Diferentes fenótipos têm diferentes taxas de sobrevivência e reprodução em diferentes ambientes (aptidão diferencial).
3. Há uma correlação entre pais e descendência na contribuição de cada um às gerações futuras (a aptidão é herdável)⁵.

Maynard Smith, em sua paráfrase da fórmula de Darwin, enfatiza a seleção de indivíduos:

Dada uma população de entidades que se reproduzem, têm herdabilidade (produzem entidades semelhantes) e variam de uma forma que afeta sua probabilidade de reprodução, então as características que garantem a sobrevivência individual e a reprodução irão evoluir na população (MAYNARD SMITH, 2002, p. 524).

As frequentes disputas não eliminaram do cenário a seleção natural como fator explicativo, ainda que não único, na evolução. A partir da década de trinta, novidades científicas extraordinárias sobre os processos de variação e herança orgânica passaram a integrar novas disciplinas. O alcance e a generalidade explicativa do princípio de seleção natural são alguns dos fatores que permitiram que Darwin perdurasse, juntamente com a fertilidade de algumas de suas ideias.⁶ Assim, defendeu-se a extensão desse princípio explicativo a entidades não exclusivamente biológicas, como as variáveis de interação ecológica e o comportamento social em geral.

3 Unidades de seleção

Geralmente a evolução é descrita como um processo de mudança nas frequências gênicas em uma população e há consenso sobre ser a seleção natural um dentre outros mecanismos envolvidos no mesmo.

O problema das unidades e níveis⁷ de seleção é um debate candente no âmbito das interpretações do processo de seleção natural. Apesar das tentativas de encerrar o debate como um exercício irrelevante de metafísica (REEVE; KELLER, 1999; KITCHER,

⁵ A fórmula que descreve a seleção, “variação herdável em aptidão”, por ser uma expressão neutra com respeito ao substrato, tem dado lugar a teorias seletivas em diversos domínios: das capacidades cognitivas como processo psicobiológico na espécie humana, a evolução da cultura, do sistema imunológico, das ideias científicas. D. Campbell, K. Popper, D. Toulmin foram precursores (Cfr. SANTILLI, E. 1999). Brandon (2008) critica a formulação de neutralidade da seleção, porque não expressaria a natureza causal da teoria de Darwin, e assinala que isso é reconhecido por Lewontin.

⁶ Gayon (2003) destaca a persistência de duas ideias principais de Darwin: a seleção natural e a árvore da vida. A década de 70 foi cenário de uma intensa discussão sobre uma hipótese rival da seleção, a da evolução molecular neutra (KIMURA, 1968, 1983), que atribui ao acaso as mudanças na frequência de variações orgânicas (as mudanças seriam estocásticas).

⁷ Alguns autores falam, quase indistintamente, de unidades e de níveis de seleção. Neste trabalho, assumo que o problema dos níveis é sua organização hierárquica e as relações entre níveis. O problema das unidades é a identificação do objeto direta ou causalmente relacionado com o processo de seleção.

2004), muitas das principais noções e argumentos associados ao problema ainda cobrem páginas com análises conceituais e contribuições empíricas.

A questão das unidades de seleção é formulada do seguinte modo: sobre quais entidades opera a seleção natural — genes, organismos, populações, grupos, metapopulações, espécies, coletivos sociais?

Na etapa inicial dessa controvérsia, grande parte da argumentação permaneceu fiel à tradição inaugurada por Darwin — e que se manteve como visão dominante da *nova síntese* evolutiva —, que considera o indivíduo, o organismo, como foco da seleção e da adaptação.

Outras propostas divergentes surgiram. A partir da década de 1950, para muitos biólogos e ecólogos, o fenômeno de adaptação de grupo, como efeito da seleção, deveria ser seriamente considerado. O ímpeto discursivo vinha de Wynne Edwards (1962, 1980) e da sua convicção de que a seleção individual não basta para explicar características comportamentais em algumas espécies de animais. Entre elas, a conduta (estratégia adaptativa) de limitar a reprodução e preservar a provisão de alimento com o efeito de evitar a extinção da população; ou o papel do sentinela ao emitir sinais de alarme diante da presença de predadores, constatado em membros de espécies de aves, mamíferos e peixes. A conduta desses indivíduos tem um custo em aptidão que restringe sua reprodução, mas ao mesmo tempo o compensa ao operar em benefício da sobrevivência da população ou grupo. Wynne Edwards considerou essas ações como adaptações prudentes, ou a regulação do número e do equilíbrio na natureza, afirmando que se tratava de um problema central da ecologia.

Dada a importância da adaptação⁸ e da seleção natural no estudo da evolução, logo as críticas sobre seu significado e uso apropriado alcançaram grande êxito e difusão na comunidade de evolucionistas.

Entre as mais notáveis contribuições a essa discussão, a de George Williams em *Adaptation and natural selection* (1960) — um tratado clássico da discussão sobre seleção natural — é o início de uma extensa troca que ainda continua e que, longe de esgotar-se, sofreu transformações a partir dessa obra. Este darwinista dirige sua argumentação de modo a justificar:

1. a afirmação da seleção natural como mecanismo de evolução;
2. a tese de que as adaptações não fortuitas resultam da seleção;
3. a convicção de que os indivíduos são os objetos ou entidades reais no processo de seleção;

⁸ 'Adaptação' é uma noção controversa, associada ao conceito de função: "um projeto moldado pela seleção natural, útil para a sobrevivência" (WILLIAMS, 1966). Este conceito fundamental da teoria da evolução por seleção natural é revisado em um volume de Rose e Lauder (1996).

4. a afirmação de que no processo de evolução são os indivíduos, e não as populações, que mostram adaptações⁹.

Justamente pelo reconhecimento da importância da adaptação na evolução, Williams considerou que este conceito era “oneroso”, ou teoricamente custoso, se aplicado a níveis superiores da organização biológica. Seu princípio metodológico, a parcimônia ou simplicidade, exigia atribuir adaptação somente a entidades discretas, a entidades com longevidade. E tais entidades são os genes, que têm a propriedade de replicação e transmitem a informação para a construção das características fenotípicas.

Williams conclui que os genes são o foco principal da seleção e que quase todos os casos de seleção podem ser explicados no nível genético. A falta de sustentação empírica é um dos argumentos que usa contra a explicação dos casos de altruísmo por seleção de grupo: alega que se existisse esta forma de seleção, seria uma força fraca na evolução.

Outra objeção à seleção de grupo — defendida por Williams, Dawkins, Maynard Smith e Hamilton — é a constatação do fenômeno de subversão interna por parte de um egoísta ou oportunista (*free rider*). Dentro do seu grupo, o comportamento do indivíduo egoísta aumenta a sua aptidão, às custas da aptidão do altruísta. Em muitos dos exemplos citados por Williams, de acordo com a lógica da seleção natural em seu jogo de competição, em um grupo de indivíduos sem parentesco, o indivíduo egoísta é favorecido pela seleção, obtendo maior vantagem reprodutiva com respeito ao altruísta dentro do mesmo grupo.

Dois conceitos adotados por Williams mostraram-se convenientes para contestar que adaptações de grupo possam explicar as características altruístas: o conceito de seleção de parentesco — indivíduos com parentesco genético —, que oferece uma análise de custo/benefício expressa em uma fórmula (HAMILTON, 1964), e o conceito de altruísmo recíproco ou retribuição de favores (TRIVERS, 1971)¹⁰.

Posteriormente, Williams introduz, para tratar do mesmo tema, noções antes omitidas: diferencia um domínio físico-material, de energia e composição química do gene e um domínio informacional. Os genes, ou replicadores, são definidos como unidades “codificantes” (WILLIAMS, 1992); sua função causal é codificar a informação sobre a qual se constrói o fenótipo. Uma das críticas que viria a receber diz respeito à inadequação

⁹ Posteriormente, Lloyd (2001) classifica os problemas discutidos: 1. o conceito de *interagente*, ou o nível em que ocorrem as interações do processo de seleção; 2. o conceito de *replicador*, ou a porção do genoma que funciona como unidade de replicação; 3. aquilo em que se *manifestam* as adaptações ou as entidades que adquirem adaptações como resultado da seleção; e 4. o conceito de *beneficiário*, ou seja, as unidades que, em última instância, recebem o benefício no processo de seleção. Os dois últimos são os aspectos mais controversos.

¹⁰ *Kin selection* é um termo proposto por Maynard Smith (1964). Expressa-se na regra de Hamilton de aptidão inclusiva: $rb > c$ (sendo r a proporção de genes compartilhados entre os indivíduos, b o benefício do receptor e c o custo do altruísta). A aptidão, neste modelo, é uma propriedade dos genes. Trivers, 1971, completa a solução para explicar as interações altruístas. Com o mesmo propósito, Maynard Smith & Price (1973) utilizam o conceito de estratégia evolutiva estável, a teoria dos jogos e a equação de Price sobre a covariância da aptidão absoluta e relativa de cada agente na seleção, sejam eles indivíduos ou grupos. Ver Williams (1992) e confrontar com Frank (1995).

de se atribuir efeito causal a um fator com base em uma noção pouco clara, como a de informação no âmbito biológico:

O gene é um pacote de informação, não um objeto. O padrão dos pares de bases na molécula de DNA especifica o gene. Mas a molécula de DNA é o meio, não a mensagem. Manter esta distinção entre o meio e a mensagem é absolutamente indispensável para a clareza de pensamento quando se trata de evolução (WILLIAMS, 1992)¹¹.

Essa caracterização foi qualificada como reducionista por Gould e Lloyd (1999), por considerarem um erro de Williams localizar a causalidade no âmbito informacional e não no aspecto material do replicador.

Algumas afirmações posteriores de Williams a respeito da unidade de seleção representam uma mudança de postura. Ele reconhece, de maneira explícita, a teoria hierárquica da seleção em vários níveis. Ainda assim, reitera que o que se transmite na herança é a informação contida nos replicadores, embora estes, para serem um fator na evolução, devam expressar-se nos interagentes, indivíduos ou entidades materiais, que são as realidades concretas com as quais os biólogos se deparam (WILLIAMS, 1992, p. 13).

Dawkins, em seu conhecido livro *O gene egoísta*, de 1976 — que já comemorou seus 30 anos e que após sua última edição, em 1989, continua provocando comentários —, deu ao debate um alcance maior ao propor outra descrição do processo de seleção.

A revisão e reorganização de conceitos científicos costuma ter um efeito esclarecedor e esse parece ter sido um objetivo de Dawkins ao batizar os elementos envolvidos no processo de seleção: os replicadores e os veículos. Mas sua proposta avivou o debate, não eliminou confusões e, como não é raro nas controvérsias, foi interpretada com exagero, conforme expressa o próprio Dawkins (1982).

Dawkins atribui aos replicadores, ou genes, as propriedades de estabilidade, longevidade e fidelidade na cópia. Por sua vez, os veículos, os organismos, são as entidades temporais portadoras dos genes. O gene que opera na evolução é definido como “qualquer porção de material cromossômico que dure, potencialmente, suficientes gerações para servir como unidade de seleção” (DAWKINS, 1976, p. 30). Apesar de serem mencionados como “linha germinativa”, os replicadores têm um caráter mais geral e inclusivo, e podem instanciar-se em qualquer coisa no universo que se copie fielmente.

A distinção replicador-veículo permite mostrar a ênfase exclusiva no papel causal dos genes, enquanto os organismos são uma estratégia utilizada pelos genes para per-

¹¹Lewontin, Gould e Sober, dentre outros, expõem o argumento da irrelevância: ele se funda no fato de que um mesmo fenótipo pode ser expresso por muitos genes. A seleção opera somente sobre os fenótipos, não sobre os genótipos — “a seleção não pode ver os genes” é uma expressão metafórica de Gould. Brandon (1982) tenta mostrar casos de irrelevância de causas genéticas utilizando uma noção probabilística de Salmon: “screening-off”.

durarem. Dawkins caracteriza os veículos — os organismos hospedeiros dos genes — como “desajeitados robôs programados por seus genes” (1976, p. 21).

A solução de Dawkins ao problema da unidade na evolução é o replicador, ao mesmo tempo que declara que seu objetivo é “enterrar o veículo” (1994) e negar sua importância causal.

A proposta terminológica de Dawkins e sua especial retórica deram ao debate uma grande popularidade — convertendo-o em uma disputa ferrenha, com reações vindas dos meios biológicos e filosóficos. As seguintes metáforas e quase definições, difundiram-se com grande rapidez na comunidade de evolucionistas:

- *Replicador*: aquilo que tem a propriedade de copiar a si mesmo diretamente e com fidelidade, bem como de transmitir-se de geração em geração. Um exemplo é a molécula de DNA.
- *Veículo*: aquilo que hospeda os replicadores e serve para protegê-los e propagar os organismos.

No processo evolutivo, Dawkins destaca a noção de informação:

Como vimos, o gene com longevidade enquanto unidade evolutiva não é uma estrutura física particular, mas a informação ou arquivo textual que se copia no transcurso das gerações (DAWKINS, 1987, p. 170).

Apesar de que, em vários contextos, Dawkins afirme que os veículos são selecionados, ele atribui primariamente aos replicadores o papel causal e os considera as unidades fundamentais de evolução, enquanto que os veículos são seus efeitos fenotípicos.

Para Dawkins (1976), a solução é óbvia: os casos antes considerados como seleção de grupo podem ser explicados no nível genético. A função ativa dos replicadores e o caráter passivo dos veículos marcam a assimetria. Mais do que isso, a ação dos genes não está confinada ao organismo que os porta, mas se estende em efeitos fenotípicos, como as represas construídas pelos castores, os ninhos das aves ou as teias-de-aranha (DAWKINS, 1982). Dawkins nega que existam entidades tais como grupos com caráter discreto e limites distinguíveis na natureza. A conclusão é que se não existem os grupos como entidades, tampouco pode haver adaptações de grupo. Caso terminado: o modo apropriado para descrever o processo de seleção é, segundo Dawkins, a “sobrevivência do replicador” ou “a seleção do veículo”, que são dois pontos de vista do mesmo processo, porém apenas um deles é fundamental (DAWKINS, 1982).

4 A proposta de Dawkins enriquecida

Nas controvérsias, a linguagem utilizada tem um papel especial e, às vezes, tende a ser persuasiva, o que não ocorre nesse debate¹². A substituição proposta por Hull (1980) da dupla replicador/veículo por outra, replicador/interagente, não é uma simples mudança terminológica, mas a oferta de um âmbito maior de possibilidades explicativas bem como uma tentativa de eliminar certa ambiguidade na noção de seleção, que não se restringe à ação causal dos genes. No processo de seleção — no qual Dawkins reconhecia como agente causal uma única entidade, o gene replicador —, Hull assinala dois componentes ativos, que ele apresenta com a dupla replicador/interagente.

Ao reconhecer o poder causal de ambos componentes no processo seletivo, a importante noção de ambiente é integrada, com a consequência de que a relação organismo/ambiente passa a afetar o sucesso hereditário dos genes replicadores. Na nova concepção de Hull, os interagentes, como o termo indica, interagem como “todos coesos diretamente com seu ambiente” (1981) e produzem a replicação diferencial, enquanto os replicadores transmitem, na herança, a semelhança estrutural. Com a intervenção de dois tipos de entidades é possível explorar o processo seletivo e suas causas em níveis mais altos, que se estendem, de acordo com Hull, até aos processos de mudança conceitual e à aprendizagem social.

Embora ninguém, entre os participantes do debate, negue a importância dos genes na evolução, instala-se outro marco na discussão: um modelo de seleção em todos os níveis da organização biológica, dando uma nova reviravolta ao tratamento da seleção. Assim, as moléculas de DNA, as células, os organismos, os demos e possivelmente as espécies, interagem com seus ambientes de tal modo que influenciam o processo de replicação (HULL; LANGMAN; GLENN, 2001).

5 O retorno do grupo

A fórmula de Hamilton — uma estratégia metodológica adequada para interpretar a “aparente” seleção de grupo como um processo de seleção de parentesco em que os indivíduos compartilham genes — não conseguiu persuadir os defensores da seleção de grupo. A mudança no debate sobre as entidades nas quais opera a seleção marca a ênfase no papel dos interagentes e no enfoque populacional, aspectos em que insistiram tanto Lewontin como D. S. Wilson, Sober e muitos outros. Em vez de concentrar a análise no papel do organismo individual, ou do gene, aponta-se para o comportamento de indivíduos em populações estruturadas em grupos. Nessas populações, os indivíduos causam efeitos mútuos em seu comportamento reprodutivo, que diz respeito à sua taxa de aptidão. Essa relação é essencial para a existência de um grupo.

¹²Há outros exemplos de controvérsias biológicas em que a linguagem persuasiva teve um papel quase tão importante quanto a linguagem declarativa (Cfr. SANTILLI, E. 1998).

Wilson e Sober¹³ representam, notadamente, a nova época de uma defesa mais sofisticada da seleção de grupo, diferente da anterior, considerada como um selecionismo simplista ou ingênuo (*naive group selectionism*). Os termos '*trait group selection*', seleção de grupos por característica ou seleção intra-dêmica, denotam as unidades com estrutura contínua ou discreta que são objeto de seleção em populações locais, ou demos em não raras ocasiões (WILSON, D. S., 1975). Com eles destaca-se a relação de coesão nos grupos, que se comportam funcionalmente como um todo¹⁴ e onde os indivíduos na população compartilham um "destino comum". Nessa interpretação:

1. os interagentes são os fatores relevantes com papel ativo no processo de seleção;
2. a estrutura da população, dividida em grupos, é importante para detectar a unidade da seleção. A seleção intra-grupo (aptidão de indivíduos no interior do grupo) deve ser diferenciada da seleção entre grupos, cujo resultado é maior produtividade ou, em certos casos, substituição dos grupos menos aptos;
3. a aptidão, nos casos de seleção de grupo, é propriedade das características contribuintes (*trait group*), e não dos organismos. Um exemplo disto são os gritos de alarme em algumas espécies;
4. os grupos são associações locais, temporais, cuja interação pode ocorrer por um período breve, ou então estável e prolongado.

Sober e Wilson assinalam esse aspecto comum nas acepções da noção de grupo oferecidas por diversos autores:

um conjunto de indivíduos que influenciam a aptidão um do outro com respeito a certa característica, mas que não influenciam a aptidão dos que estão fora do grupo (1998, p. 92)¹⁵.

E enunciam do seguinte modo o seu critério para caracterizar um grupo:

Os indivíduos pertencem ao mesmo grupo por causa de suas interações e não porque estão lado a lado (*elbow-to-elbow*) (1998, p. 93).

Não se requer continuidade física, espacial ou temporal dos grupos, nem que seus integrantes compartilhem genes. A noção de grupo inclui comunidades de multiespécies, como o caso das taturanas alimentando-se na mesma folha. Com respeito às adaptações

¹³Esses autores não admitem que o altruísmo possa ser explicado por seleção de parentesco parental, por altruísmo recíproco ou pela teoria dos jogos, conforme defendem Williams, Hamilton, Trivers e Maynard Smith.

¹⁴O conceito de superorganismo descreve as colônias de insetos sociais cujos membros agem como uma unidade (WILSON; SOBER, 1989). Um exemplo são as abelhas em suas colméias.

¹⁵Wade, que projetou importantes experimentos para o estudo da seleção de grupo, propôs a seguinte fórmula: "A seleção de grupo é definida pelo processo de mudança genética causada pela extinção ou proliferação de grupos de organismos" (1978, p. 101).

conseguidas pela característica (*trait*) de construir represas, os castores que compartilham um abrigo constituem um grupo.

Variação e aptidão são componentes-chave na seleção em qualquer um dos níveis. Sober reitera-os de maneira sintética em um trabalho recente:

- seleção de grupo: a variação na aptidão entre os grupos;
- seleção individual: a variação na aptidão entre os organismos do mesmo grupo;
- seleção gênica: a variação na aptidão entre genes no mesmo organismo (SOBER, 2009).

Entre os recursos para afirmar a evolução do altruísmo, Sober e Wilson (1998, p. 35–50) citam o caso da avirulência (atenuação da virulência) do vírus *Myxoma*, introduzido na Austrália em uma população de coelhos. Quando ocorre esse fenômeno, o indivíduo (vírus) reduz sua aptidão, mas ao não causar a morte do hospedeiro aumenta a possível ação de outros indivíduos do grupo.¹⁶

Contra a ideia do registro exclusivo de meras correlações entre características e a medida de aptidão, Sober (1984) destaca a ação causal da seleção. Ele recoloca a necessidade de analisar a relação que existe entre os diversos níveis de organização biológica nos processos de seleção, considerando que vários níveis atuando simultaneamente em direções diferentes podem entrar em conflito.

Se a seleção de grupo ocorre quando os genes evoluem em virtude de “seu efeito nos grupos em relação a outros grupos”, é possível prever que haverá uma produtividade maior de organismos ou de grupos similares (*daughter groups*). Assim, a melhor estratégia para compreender o processo de seleção é a detecção da função causal de unidades em interação: o interagente é determinante no processo seletivo, e não apenas a entidade replicadora como pretendiam os “selecionistas gênicos”. Destaca-se que, sem a interação entre os organismos e o seu ambiente a informação genética não se instancia nos fenótipos representativos da população. Trata-se, como assinalou Hull, de uma dupla causalidade que inclui o papel dos interagentes.

Uma das características das espécies de insetos sociais que assombrou Darwin (e outras características sociais) pode ser explicada por seleção de grupo caso se assuma uma teoria da seleção em níveis múltiplos. Dado que a posse de uma característica altruísta diminui a aptidão de seu portador dentro do grupo, a maneira de garantir a evolução dessa característica em uma população é por meio de um processo de seleção entre grupos, com vantagem para o grupo com mais altruístas.¹⁷

¹⁶Wilson quase parafraseia Darwin ao destacar o problema fundamental da seleção de grupo: na organização social, embora o egoísmo seja superior dentro dos grupos, a presença de altruístas proporciona vantagem na relação entre grupos (1999, p. 24).

¹⁷Entre os casos indicados por Darwin na *Origem*, um muito mencionado é o da esterilidade de certas espécies de formigas, uma característica que seria selecionada pelo benefício para a comunidade.

Wilson e Sober (1994) assinalam a importância do fenômeno de seleção de grupos também para as ciências sociais. Seus argumentos críticos, a partir de uma perspectiva epistemológica mais ampla, constituem uma reação frente à matriz teórica do individualismo, em voga na economia, sociologia e na teoria das organizações.

A diferença principal entre o primeiro período do debate, na década de sessenta, e sua retomada posterior é o quadro teórico de interpretação hierárquica da seleção e da evolução.

6 A seleção em níveis múltiplos e o pluralismo

Não havendo consenso no debate tradicional, Dawkins proclama a vitória decisiva do organismo individual e, em última instância, do gene replicador de caráter informacional — uma opção admitida por um bom número de evolucionistas. Contudo, admitir um processo dual de seleção promove argumentos críticos contra o “genocentrismo”, ou o “gene egoísta”. Sober, Wilson, Wimsatt, Lloyd, Gould são os principais críticos. Não se insiste na proposta simplista da seleção “pelo bem do grupo”¹⁸. Novos desafios e problemas surgem com a adoção do esquema de níveis múltiplos e a identificação dos interagentes e do seu papel.

A partir da postulação, por Hull, dos interagentes em sua relação “direta” com o ambiente, a discussão não tem como único centro os replicadores — os genes. Acrescenta-se a contribuição dos indivíduos ou dos grupos para a eficácia reprodutiva e seu possível poder causal independente no processo. Dawkins (1982), por sua vez, balisa o conteúdo da discussão ao afirmar que não está em jogo o papel, indiscutível, dos replicadores, mas sim o nível de interação, ou seja, as unidades que, de maneira direta e causal, intervêm na seleção. Desse modo, tenta-se solucionar a oposição entre seleção de genes e seleção de grupos.

As posições filosóficas — monismo, pluralismo ou intermediárias — estão presentes na hora de identificar o papel das unidades de seleção. A proposta de uma única entidade causal, os genes, posiciona Williams e Dawkins em um monismo realista, embora ambos tenham aceito a existência de entidades múltiplas na seleção.

A seleção em níveis múltiplos é uma hipótese difundida na década de 1990, que postula uma hierarquia de entidades — genes, organismos, grupos e espécies —, como agentes de seleção nos diferentes níveis da organização biológica. Com isso é inaugurada a opção pluralista sobre as entidades e processos de seleção.

O pluralismo, em filosofia, opõe-se ao universalismo. Como hipótese metacientífica, é uma prudente admissão de várias respostas para explicar o mesmo fenômeno.¹⁹ Também

¹⁸As aspas destacam o uso de metáforas no debate, algumas com propósito retórico ou persuasivo. As metáforas cumprem uma função em ciência; algumas são indispensáveis ou férteis e outras são prescindíveis e não contribuem para a discussão (THOMPSON, 2000).

¹⁹“O pluralismo é a coexistência de quadros teóricos equivalentes, seja porque estão historicamente enraizados ou porque possibilitam uma compreensão diferente ao considerar o mesmo processo de

pode levar a uma forma de relativismo. Apesar de aparentar ser muito democrático, a dificuldade surge no momento de comprometer-se com critérios de verdade.²⁰

Em biologia, sustenta-se o pluralismo²¹ sobre a natureza das espécies: são consideradas indivíduos (GHISELIN, 1974; HULL, 1980); ou, segundo a proposta de Boyd (1999), são vistas alternativamente como indivíduos ou como classes naturais (definidas como um “agrupamento homeostático de propriedades”).

Na questão dos níveis de seleção, uma das versões do pluralismo, a mais forte, é ontologicamente neutra sobre as entidades e os processos envolvidos e sugere modelos alternativos para representar o processo de seleção. Seleção gênica, individual e de grupo são perspectivas que ensejam diversas descrições possíveis.

Mas o pluralismo é plural em suas versões, uma vez que admite diferentes pressupostos teóricos e filosóficos. Há tensão entre um pluralismo de representações alternativas (Kitcher, Sterelny, Waters, dentre muitos outros) — em que se trata de uma decisão convencional —, ou se postula, por outro lado, um pluralismo realista a respeito das entidades e processos causais.

A postura realista no quadro da matriz multinível categoriza as entidades e os processos no domínio dos fatos (*matters of fact*). Não se trata de um problema semântico, mas de uma opção teórica e filosófica com consequências empíricas: afirma-se que, em cada ocasião, há uma unidade de seleção (identificada ou não) com propriedades causais.

Então, ou se admite o pluralismo convencionalista ou se opta pelo realismo, mas não ambos? Não é bem assim. Sober informa sobre uma versão legítima do pluralismo, compatível com o realismo, que leva em consideração a distinção *perspectiva/processo*. O pluralismo com papel explicativo dispõe de múltiplos modelos para descrever a seleção; esse objetivo epistemológico não requer um pronunciamento sobre o estatuto ontológico das entidades. Em relação aos processos e entidades, Sober e Wilson adotam um pluralismo realista: em cada ocasião uma entidade contribui de maneira “causal” para a aptidão e é objeto de seleção e adaptação. O pluralismo realista diz respeito ao que “ocorre na natureza” (SOBER; WILSON, 1998).

A identificação de unidades de seleção requer tanto análise conceitual — para se convencionar o que se entende por grupo — como trabalho empírico, de examinar caso a caso²². Por vezes, o agente selecionado é uma característica de um indivíduo (gene, organismo); em outros casos, uma característica de um coletivo de indivíduos, de um

diferentes maneiras.” (WILSON, D. S., 2008, p. 368).

²⁰O pluralismo científico em um enfoque multidisciplinar é discutido em um volume recente (KELLERT et al. 2006).

²¹Uma extensa análise das implicações teóricas associadas aos conceitos de espécie pode ser encontrada em Mahner e Bunge (1997, cap. 7).

²²Para avaliar os níveis de seleção é preciso comparar a aptidão “...entre os genes no interior dos indivíduos, entre os indivíduos no interior dos grupos, entre os grupos no interior das populações e assim sucessivamente, e cada um apresenta características que são diferentes focos de seleção” (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007, p. 338).

grupo integrante de uma metapopulação²³. Os grupos são selecionados se entre seus membros componentes ocorre variação em uma característica, interação entre indivíduos que se relacionam com seu ambiente de maneira coesa e maior aptidão. Como resultado do processo, é superior um grupo que apresenta maior proporção de indivíduos que possuem a característica altruísta.²⁴

O fenômeno da conduta cooperativa e altruísta tem uma frequência maior do que se pensava, dada a natureza pró-social de numerosas espécies animais e, em especial, mas não exclusivamente, da espécie humana.²⁵

De acordo com Sober e Wilson, o selecionismo em múltiplos níveis é a melhor explicação para esse fenômeno:

Mostramos que a rejeição da seleção de grupo reflete uma massiva confusão entre processo e perspectiva. As teorias que foram propostas como alternativas à seleção de grupo são simplesmente diferentes maneiras de ver a evolução em populações estruturadas em grupos. Esta não é uma interpretação idiossincrática nossa, mas que está se impondo como um consenso entre os biólogos teóricos e outros que estão muito familiarizados com os fundamentos conceituais da biologia evolutiva. A seleção multinível deve ser incluída na família pluralista da biologia evolutiva (SOBER; WILSON. D, 1998, p. 98-99).

Lembremos o modo como um grupo é caracterizado por Sober e Wilson e citado acima. Aplicando-se esse critério, tem entidade real como grupo uma coalizão temporal em interação, como a mencionada por esses autores em um exemplo fictício: o de um par de grilos que, na tarefa de cruzar uma lagoa sobre uma folha, compartilham um “destino comum”. Não é relevante se os membros do grupo são ou não da mesma espécie, sempre que interajam de uma forma que seja significativa evolutivamente.²⁶

Entre o convencionalismo e o realismo, várias posturas intermediárias se diferenciam de acordo com o modo de interpretar o alcance epistemológico dos modelos.

Waters (1991, 2005) inclina-se pelo pluralismo de representações e adota um realismo moderado e “menos estridente”, que elude o realismo forte, difícil de justificar. Ele admite que entre as representações é razoável preferir as verdadeiras, aquelas que têm

²³O termo ‘metapopulação’ refere-se a um grupo de populações pertencentes a uma mesma espécie. Introduzido por Levins (1969), utilizam-no Wilson, D. S. e Sober para mostrarem as interações ecológicas de competição, acasalamento, alimentação e predação nos grupos. Foi também utilizado por Wilson, E. O. (1975), em seu capítulo V, ‘Seleção de grupo e altruísmo’.

²⁴Sober e Wilson (1994, p. 550-551) notam que o processo pode ocorrer, ao mesmo tempo, no nível do organismo e do grupo. A metáfora para o caso da seleção no nível do grupo é que os indivíduos “estão no mesmo barco”.

²⁵Darwin (1871) referiu-se à cooperação nos grupos humanos como um exemplo possível desta forma de seleção e como uma origem possível da inclinação à moralidade.

²⁶É muito ilustrativo o exemplo de seleção de grupo provocada artificialmente em laboratório. Em uma granja avícola seleciona-se a característica de maior produtividade em grupos com aves menos agressivas. (Ver SOBER; WILSON, 1998, p.121-123).

um genuíno significado empírico e uma contrapartida no mundo natural. Segundo seu critério, cada um dos diferentes modelos de seleção proporciona uma explicação parcial; as diferenças não são sobre questões de fato. Não é necessário que em cada ocasião seja identificado um único agente causal, porque as situações evolutivas “podem ser representadas por uma pluralidade de modelos empiricamente razoáveis”. Ele atribui as diferenças entre teorias à postulação de diferentes quadros teóricos como ponto de partida, diferentes critérios para fixar o limite entre o domínio selecionado (níveis) e seu ambiente, bem como diferentes maneiras de analisar e decompor os elementos causais com que cada nível contribui. Os critérios de escolha são pragmáticos. Embora o objetivo dos modelos seja identificar causas da mudança evolutiva por seleção, a causalidade é compartilhada entre o nível inferior (genes) e o superior (interagentes em vários níveis).

Kerr e Godfrey-Smith (2002) postulam o pluralismo sobre as unidades de seleção e destacam a importância evolutiva da estrutura da população, o espaço em que os processos de seleção realmente ocorrem. Esses autores avaliam os modelos e contribuem com uma representação matemática dos casos possíveis de seleção em vários níveis. Comparam duas perspectivas, uma contextual ou individualista, na qual se atribui aptidão aos indivíduos, sendo os grupos considerados parte do contexto em que operam os indivíduos, sejam eles organismos ou genes. O parâmetro considerado é uma média da aptidão dos indivíduos. A outra é uma perspectiva coletiva, que considera os grupos como unidades, “registrando o resultado de todos os indivíduos dentro de um grupo para definir a produtividade no nível de grupo ou a aptidão do grupo” (KERR; GODFREY-SMITH, 2002, p. 480). A ênfase do argumento não está na força causal do grupo como agente de seleção, mas na relação que existe entre os dois modelos. Dado que há equivalência nas equações que representam cada um dos processos, os autores propõem uma “mudança na Gestalt” (*Gestalt switch*) que permita passar de uma para outra representação de acordo com a necessidade do pesquisador. Não se supõe que um dos dois modelos seja superior ao outro. Como heurística, Kerr e Godfrey Smith recomendam:

Deveríamos cultivar a habilidade de considerar os grupos como unidades portadoras de aptidão em seu próprio direito e considerá-los como parte do meio (milieu) que determina a aptidão dos indivíduos (KERR; GODFREY-SMITH, 2002, p. 479).

Sterelny e Kitcher (1988) e Kitcher (2004) opõem-se ao monismo e favorecem claramente um “pluralismo selecionista gênico”, com múltiplas representações. Dentre essas destacam o modelo genético de explicação, afirmando que em qualquer processo de seleção a representação maximamente adequada — a que proporciona mais informação sobre o processo de seleção — é aquela que atribui eficácia causal às propriedades genéticas (STERELNY; KITCHER, 1988). Apesar de admitirem descrições em termos organizmicos, de seleção por parentesco e de seleção no nível do grupo, assinalam que uma descrição

em qualquer nível alto sempre inclui uma descrição no nível básico, em termos genéticos, mas não o contrário. Do que se deduz que em outros níveis não há unidades com propriedades causais independentes do nível básico genético.

Com uma postura instrumentalista, qualificada por Okasha (2006) como pluralismo global, Sterelny e Kitcher indicam que, em muitas ocasiões, nem sequer é possível indicar um “fato objetivo” sobre o nível ou níveis em que atua a seleção; não há uma resposta mais correta do que outra e, portanto, não há uma resposta para a pergunta sobre qual é a unidade de seleção. Isso torna o pluralismo um artefato epistemológico.

Pode-se dizer que essa proposta exclui o problema da identificação de unidades de seleção, porque não há entre os interagentes unidades reais que sejam o foco da seleção ou que, como sustentava Dawkins, somente os replicadores contam como unidades no processo evolutivo.

Sterelny e Griffiths (1999), que adotam a versão ampla do individualismo de Dugatkin e Reeve²⁷, afirmam:

De acordo com esta alternativa — individualismo em sentido amplo (broad individualism) — os grupos e as propriedades dos grupos (trait groups) são aspectos do ambiente em que ocorre a seleção (STERELNY; GRIFFITHS, 1999, p. 167).

Portanto, questionam que certos grupos — como bandos de babuínos, matilhas de lobos e famílias de castores, que outros consideram verdadeiras unidades coesas — sejam entidades genuínas.

É interessante assinalar que, sob a mesma concepção individualista ampla, Dugatkin e Reeve (1994), com maior flexibilidade, dão seu aval à tradução mútua entre vários modelos, o de nível básico, o de nível de grupo e vice-versa, sem dar primazia a algum deles.

O que na verdade tornou-se consenso na passagem de uma para outra etapa do debate foi o esquema de seleção em níveis múltiplos. Em troca, sob essa espécie de guarda-chuva teórico, abrigam-se posturas diferenciadas. A representada por Wilson, Sober e muitos outros atribui realidade aos interagentes, que podem ser grupos; isso fica visível nos fenômenos de comportamento social, na cooperação, no altruísmo e em outros casos no nível biológico e ecológico. Nessa mesma linha, Griffiths & Gray afirmam:

[Os casos de] mutualismo, simbiose e várias formas de sociedade representam a evolução de diversos mecanismos pelos quais indivíduos fisiológicos se constituem em novas unidades de evolução (GRIFFITHS; GRAY, 1997, p. 490).

²⁷Esses autores propõem o individualismo em sentido amplo, segundo o qual “a maior parte da evolução provém da competição reprodutiva entre indivíduos de uma população inter-reprodutiva” (DUGATKIN; REEVE, 1994, p.107).

Em uma posição quase extrema, Maynard Smith, influente figura do evolucionismo, reiterou sua convicção na explicação individualista com foco no gene, por considerar sua formulação matemática simples e, assim, como o modelo mais adequado para investigar as causas, reconhecendo que “a identificação das unidades é um problema sério para a teoria evolutiva” (2002, p. 524)²⁸. Ele assinala que é suficiente utilizar a teoria dos jogos para explicar a cooperação e o altruísmo.

Um fenômeno observado há algum tempo, a ritualização da luta entre animais da mesma espécie, fazendo com que não ocorra uma escalada agressiva, é entendida como um processo de seleção individual, uma “estratégia evolutivamente estável” (EEE). Essa estratégia indica que a conduta ótima para um indivíduo depende da conduta dos demais indivíduos da população:

Uma EEE é uma estratégia tal que, se todos os membros da população adotarem-na, nenhuma estratégia mutante poderia invadir a população mediante seleção natural (MAYNARD SMITH, 1982, p. 10).

O exemplo favorito para ilustrar essa estratégia é o jogo do Falcão e da Pomba, em que há populações compostas por indivíduos com diferentes padrões de conduta, um deles agressivo e o outro pacífico. O primeiro tende sempre a agredir e o segundo, sempre a retirar-se. Avaliando ambas as situações, a predição é que a estratégia estável seria aquela na qual a seleção tendesse ao equilíbrio.

A postura de Williams (1992), comentada por Lloyd (2005, nota 17), parece ser mais flexível. Williams (1992, p. 45-46) afirma que a seleção natural deve atuar sempre sobre entidades físicas e que é concebível que os interagentes sejam selecionados em vários níveis: do molecular ao do ecossistema. E acrescenta que a seleção de grupo, proposta por D. S. Wilson, e os aspectos relacionados com a estrutura da população devem ser fatores importantes na evolução. Contudo, sugere que esses casos podem ser representados em forma equivalente como exemplos de seleção individual.

7 Genes: limitações da explicação individualista

Relaciono a seguir algumas críticas²⁹ feitas ao ponto de vista da seleção gênica³⁰:

1. elude a dinâmica interna causal do processo ao favorecer a interpretação com base no registro estatístico (*bookkeeping*) das frequências gênicas que resultam da seleção;

²⁸Maynard Smith exercia uma liderança clara em sua opção pela seleção individual. Acompanhado por Hamilton (1967), aplica a teoria dos jogos à análise das taxas extraordinárias de sexualidade (*extraordinary sex-ratios*) e aos casos de competição entre espécies, entre outros (cf. MAYNARD SMITH; PRICE, 1973; OKASHA, 2005).

²⁹As críticas vêm principalmente de Sober e Lewontin (1982), Sober (1984), Wimsatt (1980); Gould & Lloyd (1999), Jablonka & Lamb (1995) e Gould (2002).

³⁰Nota do Org.: A expressão mais usada em português é ‘ponto de vista do gene’.

2. incorre na falácia da média (*averaging fallacy*) ao considerar uma única força seletiva, comparando a média de aptidões dos indivíduos em toda a população (SOBER; WILSON, 1998, p. 31-38);
3. implica um reducionismo sobre os níveis de seleção, que consiste em dar preferência ao nível genético em explicações consideradas genuínas. A objeção é que se excluem os fatores não genéticos do processo de seleção. Lloyd considera reducionista o pluralismo selecionista gênico adotado por Sterelny e Kitcher. Não é clara, contudo, essa atribuição, dado que os referidos autores não admitem, para alguma das entidades, uma história causal real, para além do âmbito da descrição. Também é reducionista considerar os níveis superiores como processos indiretos ou derivados (*by-products*), causalmente dependentes do nível básico direto;³¹
4. identifica incorretamente as unidades: a descrição da seleção em termos genéticos não basta para individuar as interações causais em vários níveis. Para isso, é necessário contar com uma teoria independente (LLOYD, 2005);
5. favorece uma dicotomia replicador/interagente inadequada para compreender os processos de desenvolvimento, herança e evolução, que são algo mais do que a transmissão de DNA. A replicação diferencial estende-se a todos os processos de desenvolvimento. Genes e os demais componentes, incluindo o ambiente, estão em condição de paridade (ver OYAMA; GRIFFITHS; GRAY, 2001);
6. compromete-se com a tese de que os genes são os únicos replicadores, o que não é aceitável. O processo de transmissão envolve, também, replicadores não genéticos, com propriedades informacionais e telefuncionais. Eles são o conjunto de recursos do desenvolvimento que se mostram adaptados por transmissão de similaridades no transcurso das gerações (STERELNY et al., 1996; STERELNY, 2003). Os autores que defendem essa perspectiva não se afastam daquela defendida por Dawkins, mas ampliam o conceito de replicação, permitindo que se adote um enfoque evolucionista com respeito a outros processos, como a herança cognitiva e cultural.

Uma visão alternativa, mais próxima da sustentada por Oyama e colaboradores, é proposta por Griesemer (2000) com o termo “reprodutores” (*reproducers*), em vez de replicadores, com o objetivo de integrar as unidades de herança, desenvolvimento e evolução. Percebe-se nessa proposta um esforço para eliminar as dicotomias explicativas.

³¹Okasha (2006, caps. IV e V) trata de maneira extensa o reducionismo com respeito aos níveis de seleção.

8 Níveis, hierarquia, individualidade, herdabilidade

Lewontin (1970) é considerado o iniciador da proposta de múltiplos níveis de seleção organizados hierarquicamente.³² Eldredge (1985) distingue as hierarquias ecológicas — interações que afetam a economia dos sistemas, como a transferência de energia — das genealógicas, que se referem à transferência de informação pela via dos replicadores. Outras contribuições estão centradas nos processos de surgimento dos níveis ou transições evolutivas, desde a primordial molécula de RNA (ácido ribonucléico) até as colônias de organismos (BUSS, 1987; MAYNARD SMITH; SZATHMÁRY, 1999).

Wimsatt (1976) dedicou uma profunda análise ao conceito de níveis de organização e propôs que eles são “divisões hierárquicas das coisas, paradigmáticas mas não exclusivamente materiais”, envolvendo relações composicionais. Nesse sistema “aninhado”, cada nível é parte do anterior em uma relação mereológica, de todo a partes.³³ Mas esse esquema não parece suficiente para Hull (2001), que prefere optar por uma hierarquia mais abrangente de interagentes, replicadores e linhagens, que inclui tanto os componentes básicos, os genes, como a interação organismo/ambiente e a reprodução em novos grupos geracionais ou linhagens semelhantes.

Como os níveis são individuados? A dificuldade, em muitos casos, de diferenciar níveis de seleção discretos na natureza estimula Robert Wilson (2003) a substituir o sistema estratificado com relações de composição, por um sistema em que vários níveis estão entrelaçados (*entwined*). Entidades de vários níveis podem estar co-instanciadas e suas propriedades fusionadas; podem atuar na mesma direção seletiva e, nesses casos, não é apropriado distinguir graus na contribuição de cada nível para a aptidão. Contudo, admite que a relação de fusão pode ser um suplemento, juntamente com a relação de estratificação, para explicar certos casos na natureza.

No debate sobre níveis de seleção estão implícitos diversos conceitos de individualidade e diferentes critérios, alguns extremamente flexíveis. A noção de individualidade, tanto em sua forma abstrata, geral e filosófica como biológica³⁴ é um antigo problema. O que constitui uma unidade, um todo? Santelices (1999) destaca como propriedades essenciais da individualidade biológica: a singularidade genética, a homogeneidade genética e a autonomia. Há dificuldade para decidir se certos conjuntos, como as colônias de organismos, são múltiplos indivíduos ou uma única entidade funcionalmente integrada (Wilson, E. O. 1971).

O critério de individuação das espécies, entidades espaço-temporalmente coesas,

³²Novikoff (1945) propôs níveis integrativos de organização, com relações de todo a parte, cada nível com propriedades emergentes. Campbell (1974) estende o esquema de organização hierárquica a todos os níveis, incluindo o cultural.

³³Sobre a objetividade ou realidade dos níveis, Wimsatt (1994), propõe o critério de solidez (*robustness*), tomado de Lewins, para as coisas que são detectáveis, definíveis, mensuráveis, etc. de maneira independente.

³⁴Duas obras importantes tratam das transições evolutivas com relação à emergência da individualidade, da cooperação e do conflito entre níveis: Buss (1987) e Michod (1999).

localizadas e contínuas (Ghiselin e Hull), é similar ao empregado por Gould e Lloyd (1999) para postular as espécies como unidades de seleção. Segundo esses autores, as espécies são “indivíduos darwinianos”, no sentido de que possuem um começo e um fim, são diferenciados e distinguíveis, bem como apresentam suficiente estabilidade.

Outros autores analisam o surgimento da individualidade nas transições evolutivas, em processos de cooperação e integração nos quais são gerados novos níveis (BUSS, 1987; MAYNARD SMITH; SZATHMÁRY, 1995; MICHOD, 1999).

Dawkins funda sua defesa do selecionismo gênico na propriedade de herdabilidade. Os genes contêm e transmitem de geração em geração a *informação* para o fenótipo. Portanto, os replicadores são fatores causais, mesmo que a cópia não seja perfeita.

Um glossário de evolução define *herdável* como “parcial ou totalmente determinado pelos genes, capaz de ser transmitido de um indivíduo para sua descendência”. Sterelny e Griffiths (1999, p. 385-386) definem *herdabilidade* como “uma medida da probabilidade de que um descendente tenha uma característica de seus pais”. E a *aptidão (fitness)* é definida como “uma medida da habilidade de um gene, organismo ou outra unidade biológica de *reproduzir-se*”.³⁵

A fórmula sintética da seleção é “variação herdável em aptidão”. É possível atribuir herdabilidade a entidades coletivas como os grupos? Em sua análise do problema, Okasha (2001) registra o fato de que Sober não considerou a herdabilidade de grupo como um requisito, mas, posteriormente, mudou de ideia.

A extensão de processos de seleção para âmbitos extragenéticos faz parte de explicações em ecologia, etologia, evolução cultural e outras. Quatro diferentes tipos de sistemas de herança são reconhecidos nos processos de evolução por Jablonka e Lamb (2005): genético, epigenético, de conduta e simbólicos. Maynard Smith & Szathmáry (1995) distinguem os sistemas de herança pelas suas possibilidades combinatórias. Os sistemas extragenéticos têm possibilidades limitadas de estados, diferentemente dos genes e da linguagem, que podem mostrar um número indefinido de estados possíveis na evolução.

9 A título de comentário final

Este trabalho tenta ser um guia, mostrar aspectos polêmicos do problema dos níveis de seleção, cuja análise deve ser aprofundada. Em sua etapa tradicional, na década de 60, a discussão esteve centrada na crítica à seleção e à adaptação de grupo. Na seguinte etapa, a partir de meados da década de 70, o debate inseriu-se no quadro mais amplo dos níveis de organização e do paradigma da seleção em múltiplos níveis, bem como dos eventos de transição e do surgimento de níveis no tempo evolutivo, em uma perspectiva diacrônica (OKASHA, 2006).

³⁵Destaco os termos que frequentemente aparecem com diferentes conotações e desempenhando papéis diversos no debate, o que origina desentendimentos.

Ao mesmo tempo, foi adotada uma estratégia metodológica menos *apriorista*, com uma tendência para a análise dos grupos sociais em diversas disciplinas e, em especial, dos grupos humanos e seus produtos culturais. Embora tenha sido proclamado o fim do debate, é evidente a vigência de um variado conjunto de problemas teóricos e empíricos. Os modelos de seleção de parentesco, recíproca e de grupo continuam competindo, enquanto a importância dos últimos na explicação da cooperação social está no foco de vários programas de pesquisa.

Um dos casos que testemunham a seleção no nível do grupo, o fenômeno da atenuação da virulência em vírus e parasitas (SOBER; WILSON, 1998, p. 46), foi objetado por Williams (1966) e discutido por Robert Wilson (2004). Reforça essa crítica um modelo computacional que interpreta esse caso em um modelo de seleção de parentesco (WILD, D. G. et al., 2009). Será preciso esperar pelas respostas e não apenas as de laboratório.

Há anos, Damuth e Heisler (1988) davam conta da seleção em múltiplos níveis em dois modelos: um, *SNM1*, em que as unidades são os genes e os grupos são parte do ambiente dos genes, de tal modo que sua aptidão (*fitness*) é a média da aptidão dos genes; e outro modelo, *SNM2*, em que genes e coletivos ou grupos são unidades e a aptidão dos grupos é independente da aptidão das partes que os compõem. Okasha (2006), em sua exaustiva abordagem do tema, considera essa distinção “crucial para elucidar os níveis de seleção”.

Neste momento, quase com certeza, novas publicações estão sendo geradas sobre o tema, com visões concorrentes. E é muito possível que, por um tempo, subsistam diferentes perspectivas e que, na sua análise, surjam tanto respostas como novas perguntas.

Referências bibliográficas

BOYD, R. Homeostasis, species, and higher taxa. In: WILSON, R. A. (Ed.). *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge: MIT Press, 1999. p. 141-185.

BRANDON, R. Natural Selection. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2008. Disponível em: <<http://plato.stanford.edu/entries/natural-selection/>>. Acesso em: 26 abr. 2010.

BRANDON, R. The levels of selection. In: ASQUITH, P. D.; KITCHER, P. (Ed.). *Proceedings of the 1982 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1982. p. 315-323. v. 1.

BUSS, L. W. *The evolution of individuality*. Princeton: Princeton University Press, 1987.

CAMPBELL, D. T. Downward causation in hierarchically organized biological systems. In: AYALA, F. J.; DOBZHANSKY, T. (Ed.). *Studies in the philosophy of biology: reduction and related problems*. Berkeley: University of California Press, 1974.

- DAMUTH, J., HEISLER, I. L. Alternative formulations of multilevel selection. *Biology and Philosophy*, v. 3, n. 4, p. 407-430, Oct. 1988.
- DARWIN, C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. New York: D. Appleton and company, 1871.
- DAWKINS, R. Burying the vehicle. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 17, n. 4, p. 616-617, Dec. 1994.
- DAWKINS, R. Replicators and Vehicles. In: KING'S COLLEGE SOCIOBIOLOGY GROUP. (Ed.). *Current problems in sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982. p. 45-64.
- DAWKINS, R. *The blind watchmaker*. New York: Norton, 1986.
- DAWKINS, R. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- DUGATKIN, L. A.; REEVE, H. K. Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behavior*, v. 23, p. 101-133, 1994.
- ELDREDGE, N. *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Oxford University Press, 1985.
- FRANK, S. A. George Price's contributions to evolutionary genetics. *Journal of Theoretical Biology*, v. 175, n. 3, p. 373-388, Aug. 1995.
- FUTUYMA, D. J. *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- GASPER, P. An interview with Philip Kitcher. *Human Nature Review*, v. 4, p. 87-92, 2004.
- GAYON, J. From Darwin to today in evolutionary biology. In: HODGE, J.; RADICK, G. (Ed.). *The Cambridge companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 240-264.
- GHISELIN, M. T. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, v. 23, p. 536-544, 1974.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, S. J.; LLOYD, E. A. Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 96, n. 21, p. 11904-11909, Oct. 1999.
- GRIESEMER, J. Reproduction and the reduction of genetics. In: BEURTON, P. J.; FALK, R.; RHEINBERGER, H.-J. (Ed.). *The concept of the gene in development and evolution: historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 240-285.

GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. Replicator II: judgement day. *Biology and Philosophy*, v. 12, n. 4, p. 471-492, Oct. 1997.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, v. 7, n. 1, p. 1-16, Jul. 1964.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of theoretical biology*, v. 7, n. 1, p. 17-52, Jul. 1964.

HODGE, J.; OLBY, R.; DELEHANTY, M. Natural selection as a causal theory. In: PITTSBURGH WORKSHOP IN HISTORY AND PHILOSOPHY OF BIOLOGY, 2001, Pittsburgh. *Proceedings of the Pittsburgh workshop in history and philosophy of biology*. Center for Philosophy of Scienc. University of Pittsburgh, March 23-24 2001. <http://philsci-archive.pitt.edu/>

HULL, D. Individuality and selection. *Annual review of ecologic and systematics*, v. 11, p. 311-332, Nov. 1980.

HULL, D. L.; LANGMAN, R. E.; GLENN, S. S. A general account of selection: biology, immunology and behavior. *Behavioral and brain sciences*, v. 24, n. 3, p. 511-528, Jun. 2001.

HULL, D. Units of evolution: a metaphysical essay. In: JENSEN, U. J.; HARRÉ, R. (eds.) *The philosophy of evolution*. Brighton, England: The Harvester Press, p. 23-44, 1981. Republicado In: BRANDON, R. N.; BURIAN, R. M. (Ed.). *Genes, organisms, populations: controversies over the units of selection*. Cambridge: MIT Press, 1984. p. 142-153.

JABLONKA, E.; LAMB, M. J. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.

KELLERT, S. H.; LONGINO, H. E.; WATERS, C. K. (Ed.). *Scientific pluralism*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 2006.

KERR, B.; GODFREY-SMITH, P. Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. *Biology and Philosophy*, v. 17, n. 4, p. 477-517, Sept. 2002.

KIMURA, M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, v. 217, n. 5129, p. 624-626, Feb. 1968.

KIMURA, M. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, v. 15, p. 237-240, 1969.

- LEWONTIN, R. C. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 1, p. 1-18, 1970.
- LLOYD, E. A. Units and levels of selection: an anatomy of the units of selection debates. In: SING, R. S. et al. (Ed.). *Thinking about evolution: historical, philosophical, and political perspectives*. New York: Cambridge University Press, 2001. p. 267-291.
- LLOYD, E. A. Why the gene will not return. *Philosophy of Science*, v. 72, n. 2, p. 287-310, Apr. 2005.
- MAHNER, M.; BUNGE, M. *Foundations of Biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MATTHEN, M.; ARIEW, A. Two ways of thinking about fitness and natural selection. *Journal of Philosophy*, v. 49, n. 2, p. 55-83, Feb. 2002.
- MAYNARD SMITH, J. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- MAYNARD SMITH, J. Evolutionary progress and the levels of selection. In: NITECKI, M. H. (Ed.). *Evolutionary progress*. Chicago: University of Chicago Press, 1988. p. 219-230.
- MAYNARD SMITH, J.; PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature*, v. 246, p. 15-18, Nov. 1973.
- MAYNARD SMITH, J.; SZATHMÁRY, E. *The major transitions of evolution*. Oxford: W.H. Freeman, 1995.
- MAYR, E. *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Cambridge: Harvard University Press, 1991.
- MICHOD, R. E. *Darwinian dynamics: evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton: Princeton University Press, 1999.
- MILLSTEIN, R. L. Natural selection as a population-level causal process. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 57, n. 4, p. 627-653, 2006.
- NOVIKOFF, A. B. The concept of integrative levels and biology. *Science*, v. 101, n. 2618, p. 209-215, Mar. 1945.
- OKASHA, S. *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Clarendon Press, 2006.
- OKASHA, S. Maynard Smith on the levels of selection question. *Biology and Philosophy*, v. 20, n. 5, p. 989-1010, Nov. 2005.
- OKASHA, S. Why won't the group selection controversy go away? *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 52, n. 1, p. 25-50, 2001.

- OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. What is developmental systems theory? In: OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Ed.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.
- REEVE, K.; KELLER, L. Levels of selection: burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues. In: KELLER, L. (Ed.). *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, 1999.
- ROSE, M. R.; LAUDER, G. V. (Ed.). *Adaptation*. San Diego: Academic Press, 1996.
- SANTELICES, B. How Many Kinds of Individual are there? *Trends in Ecology and Evolution*, v. 14, n. 4, p. 152-155, Apr. 1999.
- SANTILLI, E. Darwin y la filosofía del siglo XX: el conocimiento y la mente. In: ALTUNA, C. A.; UBILLA, M. (Ed.). *El prisma de la evolución: a 140 años del origen de las especies*. Montevideo: DIRAC, 2000. p. 112-134.
- SANTILLI, E. El valor metodológico y didáctico de las controversias científicas. *Episteme*, v. 3, n. 7, p. 128-138, 1998.
- SMITH, J. M. Commentary on Kerr and Godfrey-Smith. *Biology and Philosophy*, v. 17, n. 4, p. 523-527, Sept. 2002.
- SOBER, E. Holism, individualism, and the units of selection. In: SOBER, E. (Ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. 3rd ed. Cambridge: MIT Press, 1984. p. 184-209.
- SOBER, E. Realism, Conventionalism, and Causal Decomposition in Units of Selection: Reflections on Samir Okasha's Evolution and the Levels of Selection. *Philosophy and Phenomenological Research*. <http://philosophy.wisc.edu/sober/recent.html>, 2009.
- SOBER, E.; LEWONTIN, R. C. Artifact, cause and genic selection. *Philosophy of Science*, v. 49, n. 2, p. 157-180, Jun. 1982.
- SOBER, E.; WILSON, D. S. A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philosophy of Science*, v. 61, n. 4, p. 534-555, Dec. 1994.
- SOBER, E.; WILSON, D. S. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1998.
- STERELNY, K.; GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1999.
- STERELNY, K.; KITCHER, P. The return of the gene. *The Journal of Philosophy*, v. 85, n. 7, p. 339-61, 1988.
- STERELNY, K.; SMITH, K. C.; DICKINSON, M. The Extended Replicator. *Biology and Philosophy*, v. 11, n. 3, p. 377-403, Jul. 1996.

- THOMPSON, N. S. Shifting the natural selection metaphor to the group level. *Behavior and Philosophy*, v. 28, n. 1-2, p. 83-101, 2000.
- TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, v. 46, n. 1, p. 35-57, Mar. 1971.
- WADE, M. J. A critical review of the models of group selection. *The Quarterly Review of Biology*, v. 53, n. 2, p. 101-114, Jun. 1978.
- WALSH, D. M. Bookkeeping or Metaphysics? The units of selection debate. *Synthese*, v. 138, n. 3, p. 337-361, Feb. 2004.
- WATERS, C. K. Tempered realism about the force of selection. *Philosophy of Science*, v. 58, n. 4, p. 553-573, Dec 1991.
- WATERS, C. K. Why genic and multilevel selection theories are here to stay. *Philosophy of Science*, v. 72, n. 2, p. 311-333, Apr. 2005.
- WILD, G.; GARDNER, A.; WEST, S. A. Adaptation and the evolution of parasite virulence in a connected world. *Nature*, v. 459, n. 7249, p. 983-986, Jun. 2009.
- WILLIAMS, G. C. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press, 1966.
- WILLIAMS, G. C. *Natural selection: domains, levels, and challenges*. New York: Oxford University Press, 1992.
- WILSON, R. A. Test cases, resolvability, and group selection: a critical examination of the myxoma case. *Philosophy of Science*, v. 71, n. 3, p. 380-401, Apr. 2003.
- WILSON, D. S. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 72, n. 1, p. 143-146, Jan. 1975.
- WILSON, D. S. Social semantics: toward a genuine pluralism in the study of social behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 21, n. 1, p. 368-373, Jan. 2008.
- WILSON, D. S.; SOBER, E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 17, n. 4, p. 585-654, Dec. 1994.
- WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, v. 82, n. 4, p. 327-348, Dec. 2007.
- WILSON, E. O. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1975.
- WILSON, E. O. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press, 1971.

WILSON, R. A. Levels of selection. In: GABBAY, D. M. et al. (Ed.). *Philosophy of biology*. St. Louis: Elsevier, 2007. p.141-162. (Handbook of the Philosophy of Science, v. 3).

WILSON, R. A. Pluralism, entwinement and the levels of selection. *Philosophy of Science*, v. 70, n. 3, p. 531-552, Jul. 2003.

WIMSATT, W. Reductionism, levels of organization, and the mind-body problem. In: GLOBUS, G. G.; MAXWELL, G.; SAVODNIK, I. (Ed.). *Consciousness and the brain: a scientific and philosophical inquiry*. New York: Plenum Press, 1976. p. 202-267.

WIMSATT, W. The ontology of complex systems: levels of organization, perspectives and causal thickets. *Canadian Journal of Philosophy*, v. 20 (suppl), p. 207-274, 1994.

WYNNE-EDWARDS, V. C. *Animal dispersion in relation to social behavior*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.

WYNNE-EDWARDS, V. C. Commentary. *Current Contents*, v.25, n.23, p.198, Jun. 1980.

O MODELO PRIMATOLÓGICO DE CULTURA

Jorge Martínez-Contreras

Desejamos aqui discutir criticamente o conceito de cultura, especialmente o de “cultura naturalizada”, mesmo que essa expressão nunca seja utilizada por aqueles que, justamente, tentaram naturalizá-la. Com efeito, falar de cultura naturalizada é falar de um fenômeno que não é exclusivo da nossa espécie.

A pergunta que nos fazemos é, concretamente, se o conceito de cultura deixou de pertencer ao âmbito da metafísica para passar ao da ciência .

Esforços por naturalizar a cultura surgiram e tomaram como modelo vários tipos de animais. Nós, em nosso estudo, iremos focar no gênero ao qual pertencemos desde que Lineu o criou: o dos *primatas*. Analisaremos a atribuição de cultura a apenas duas espécies de primatas não humanos (supondo que a existência de cultura entre os humanos não coloque novos problemas): uma do gênero *macaca-das-neves* ou *macaco japonês* (*Macaca fuscata*, com duas subespécies exclusivas do Japão)¹ e outra do gênero *Pan* (*Pan troglodytes*, ou chimpanzé “comum”, com três subespécies² presentes em vinte e um países da África).

Façamos um pouco de história. Os chimpanzés eram considerados — no Ocidente, com o nome de *orangotangos* — os animais mais semelhantes aos humanos por um grande número de naturalistas desde o século XVII (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2005). Não era o caso dos macacos (*Macaca spp*). A única espécie africana do gênero, e talvez a mais semelhante à espécie ancestral das nove presentes (FA; LINDBURG, 1996), o macaco de Berberia ou macaco de Gibraltar (*Macaca sylvanus*) — descrito por Aristóteles

¹ No Japão, há somente uma espécie de macaco, *Macaca fuscata* — conhecida no século XIX como *macaco japonês* —, com duas subespécies: *M. f. fuscata* e *M. f. yakui*.

² Entre os chimpanzés são reconhecidas três subespécies: *Pan troglodytes troglodytes* (África Central), *P. t. verus* (A. Ocidental), *P. t. schweinfurthii* (A. Oriental).

como “piteco”³ (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007c) e frequentemente usado como macaco de realejo na Europa —, era considerado um animal esperto, mas em nada mais próximo dos humanos que outras bestas (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007d). Apesar de o chimpanzé ter voltado a ser modelo de “humanidade” a partir dos trabalhos de Jane Goodall, no início dos anos 1960, não foi com esses animais, mas, sim, com os pequenos *Macaca*, que o primeiro modelo de cultura em animais não humanos foi proposto. Os macacos têm, com efeito, o privilégio de terem sido os primeiros em que foi observado cientificamente um comportamento que os etólogos japoneses, seus descobridores, denominaram “protocultura”.

Cinquenta e cinco anos depois dessas observações seminais sobre macacos e quarenta e cinco, sobre chimpanzés, o que podemos saber do significado do conceito de cultura naturalizada no caso das duas espécies já citadas?

1 Naturalização e metafísica

No caso dos humanos, a naturalização significa que em vez de procurar pela humanidade de outros animais a espécie *Homo sapiens* seja estudada como um animal a mais. Por exemplo, vejamos o caso do infanticídio. Esse fenômeno, que tanto preocupa as sociedades que se autodenominam civilizadas, nas quais esse ato ocorre tanto quanto nas que são julgadas primitivas, tem uma estreita correlação com a maternidade e com a sexualidade das espécies que mostram essa conduta. De fato, na ordem *Primates*, à qual pertencem, obviamente, todas as espécies de *Homo* que já existiram, há uma estreita relação entre a sexualidade pós-parto e o infanticídio. Quanto mais longo for o período de lactância, menor é a possibilidade de que as fêmeas possam ter filhos de um macho que não seja o que se sinta “com direitos exclusivos” sobre uma fêmea lactante. Com efeito, o infanticídio é menor em espécies em que a lactância dura um tempo menor.

A proposta naturalizada é que no caso do conceito de cultura encontraríamos características comuns desse fenômeno entre espécies não humanas e humanas, conforme analisaremos mais adiante.

Ao discutir a cultura, os naturalistas — o conjunto de cientistas que estudam a natureza — agem como filósofos, adotando compromissos metafísicos. De fato, uma das características da filosofia, que em sua origem é sinônimo de ciência, é sua constante incursão argumentativa em problemas metafísicos. Definimos esses problemas como as asseverações argumentativas que não podem ser contrastadas (verificadas ou falseadas, Popper *dixit*), mas que são propostas com a finalidade de que eventualmente possam sê-lo (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007a). Nisso a metafísica é diferente da religião,

³ Macaco, em grego. Ou seja, que era o macaco por excelência, uma vez que carecia de rabo (na verdade, possuem um toco de rabo) e acompanhava na classificação o cinocéfalos (papio ou babuíno, cujo modelo foi, sem dúvida, o *Papio hamadryas*, admirado como manifestação divina pelos egípcios) e o cercotipeco (macaco de longa cauda, cujo modelo foi provavelmente um macaco verde, *Cercopithecus aethiops*), provenientes ambos de Punt (hoje: Puntland, Somália).

que não permite que as afirmações sejam criticadas e, menos ainda, contrastadas; mas também é diferente da ciência, onde os argumentos remetem a análises formais ou a demonstrações fenomênicas. Vejamos um exemplo. A Revolução Francesa propõe uma série de garantias que hoje em dia aparecem em quase todos os países democráticos do mundo: *liberdade, igualdade, fraternidade*. Pois bem, o conceito de igualdade pode ser contrastado cientificamente. Assim, o que foi uma proposta metafísica de Descartes, “todos os homens compartilham ‘le bon sens’ ” (senso comum) tem bases biológicas e etológicas científicas, apesar de que essas ciências não existissem como tais na época do francês. O mesmo pode ser dito do conceito de *fraternidade*, tão relacionado com o estudo dos comportamentos altruístas dos humanos e de outras espécies. Contudo, talvez o mais importante dos conceitos que nos legou essa revolução, o de *liberdade*, dificilmente pode ter sustentação empírica, como tentaram demonstrar psicólogos e outros cientistas sociais, que consideram que a situação dos humanos não obedece a uma livre e nova decisão em cada um de seus atos, como poderia propor, por exemplo, um filósofo hiper-racionalista como Sartre (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007b).

Por esse motivo, consideramos que o conceito de cultura, tão importante na discussão do que significa “ser humano”, está comprometido com posições metafísicas no sentido supramencionado da palavra .

Uma das características mais antigas do conceito de cultura é aquela que faz deste fenômeno algo exclusivo das comunidades de humanos. Tal ideia deriva de uma linha de pensamento inaugurada, na tradição ocidental, por Aristóteles, e que foi desenvolvida de maneira brilhante, embora, em nossa opinião, errada, por Descartes. O estagirita, ao falar dos sons que emitem os diferentes animais e suas crias, assim como ao interessar-se especialmente pelo tom das emissões dos bovinos, assinala como é assombroso que um bezerro tenha uma voz tão rouca, enquanto nos infantes humanos ocorre o contrário, eles têm uma voz muito aguda, igual que as mulheres, coisa que é possível notar muito bem, acrescenta, porque *somente os humanos estamos dotados da palavra* (*De generationes animalium*, V, 7). Quase dois mil anos depois, Descartes (1637), ensina que é possível distinguir o mais sofisticado dos autômatos de um humano pelo fato de que somente este último está dotado da palavra. Três séculos depois do francês, Alan Turing tenta provar empiricamente que o francês erra em seu método de diferenciação entre humanos e autômatos, ao supor que a intencionalidade (o pensamento em geral) não necessariamente precisa da linguagem para manifestar-se: com esse fim, faz os humanos interagirem com computadores, sem que eles saibam com antecedência se há uma pessoa ou apenas um brilhante programa computacional que dialoga (por escrito, não oralmente) por trás da tela. Apesar de os circuitos que Turing utilizou terem sido consideravelmente aperfeiçoados, o problema apresentado pelo francês, que era metafísico e não científico, continua intocado. Sartre, por exemplo, em sua peça de teatro *As moscas* (SARTRE, 1943; MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2006), propõe que mesmo se existisse um deus que tivesse criado os humanos, ao tê-los feito livres, eles escapariam

necessariamente de seu controle, inclusive no caso de um ser condenado a um destino inexorável, como o de Édipo, uma vez que sua interpretação do próprio destino somente dele dependeria. Em *2001: a space odyssey* (1968), Stanley Kubrick e seu co-roteirista A. C. Clarke⁴ também ilustram algo semelhante ao que Sartre propunha, um ser que escapa da vontade de seu criador: um computador “humanizado”, HAL, feito pelos humanos de maneira tão semelhante a nós que acaba por ter desejos e intencionalidade, os quais se manifestam, em seu caso, em uma ambição desmedida e cruel pelo poder. Acreditamos que em todos os autores citados é dado como fato que *existe uma intencionalidade que expressa a liberdade*, sem que, por isso, possam eles ou possamos nós definir de maneira adequada nem uma nem outra.

A cultura tem estreita relação com estas atribuições de linguagem e de intencionalidade restritas exclusivamente aos humanos, ao ponto de que passou a ser uma tautologia: aqueles animais que não possuem a linguagem natural humana não podem pensar reflexivamente — “internamente” — e por isso também não podem manifestar uma cultura. Deste modo ficam excluídos da cultura todos os animais não humanos conhecidos.

Esta postura, ainda dominante em nossa tradição, tem tido detratores poderosos desde a Antiguidade, especialmente graças aos estóicos gregos, romanos e seus continuadores pós-renascentistas. Os estóicos destacavam que os animais manifestam sentimentos da mesma maneira que os humanos e que provavelmente podiam comunicar-se por meio de linguagens que nos escapavam (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2002). O excessivo desta última postura, que consiste em universalizar sem provas um traço da espécie humana, o uso da linguagem natural, tem sido, sem dúvida, contraproducente, uma vez que se bem é fácil observar por parte dos animais a expressão de sentimentos semelhantes aos dos humanos, a demonstração de que possuem “linguagens” próprias nunca foi possível; inclusive fracassou-se em conseguir uma identidade total quando foram realizados os interessantes esforços de ensino da linguagem dos surdos americanos aos chimpanzés (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2000). Mas isto iria nos afastar do nosso tema.

2 Cultura em primatas não humanos

Depois da Segunda Guerra Mundial a primatologia, tanto de campo quanto de laboratório, desenvolveu-se de maneira extraordinária nos EUA, na Europa e no Japão.

No Japão, um etólogo de equinos, Imanishi, interessa-se rapidamente, durante suas observações de campo sobre cavalos que vivem em semiliberdade, pelos abundantes macacos que vivem nos ecossistemas das três grandes ilhas entre as duas mil de seu país:

⁴ Clarke é um autor de ficção científica cujo conto, “*The sentinel of eternity*”, trata de um monolito deixado por outra civilização “como advertência” e encontrado na Lua, e que foi rejeitado, em 1948, pela BBC. Kubrick e Clarke — cuja colaboração foi sugerida pela MGM — trabalharam, durante 4 anos, no roteiro do filme. HAL (cada uma de suas letras antecede as letras da IBM, mesmo que por acaso, segundo foi dito), ausente no conto original, foi uma ideia de ambos.

Honshu, Kyushu e Shikoku⁵. Imanishi observa estes animais em seu hábitat natural, entre outros lugares, na já mítica ilha de Koshima (“ilha da felicidade”, em japonês) frente à costa sudeste de Kyushu (município de Miyasaki).



Foto 1: Vista aérea de Koshima. Nessa época, a ilha estava unida ao continente por uma faixa de areia. Foto a partir de um pôster, cortesia do Japanese Monkey Center. (Foto © J. Martínez-Contreras).



Foto 2: Koshima, 2005. A praia está na encosta vulcânica, à esquerda da foto.

Pois bem, a figura de Imanishi tem grande importância não apenas na tradição da primatologia, mas também na da filosofia de seu país.

Como seu colega, o etólogo austríaco Lorenz, Imanishi faz uma incursão na filosofia ocidental que, lembremos, valorizou altamente o diálogo como meio para aproximar-se do conhecimento verdadeiro, uma tradição que foi renovada por pensadores dos séculos XVII e XVIII. Assim, Imanishi imagina diálogos entre personagens que representam, como antanho (HUME, 1673), correntes do pensamento. Publica seu trabalho seminal,

⁵ Os macacos estão ausentes de Hokkaido, a grande ilha do norte, que é fria demais para esses animais. A subespécie *M. f. yakui* é encontrada exclusivamente na pequena ilha de Yakushima, no sudeste do arquipélago. (Fotos unidas © J. Martínez-Contreras).

“A evolução da humanidade” (ITANI; NISHIMURA, 1973, *passim*)⁶, em 1952, o mesmo ano em que começam as pesquisas “com provisão” dos macacos japoneses e, rapidamente, as especulações sobre o que significa cultura frente aos extremos que são instinto e raciocínio. Em seu trabalho Imanishi introduz um diálogo entre um homem não culto, que manifesta assim o senso comum, um macaco e uma vespa, moderados em sua discussão por um evolucionista. Um evolucionista que não tenta impor suas ideias — um evolucionista neutro, que não quer favorecer especialmente nenhuma das três espécies — e que se eclipsa do debate afirmando que se trata apenas de ver o que há em comum entre o evolucionismo e cada uma das visões dos três personagens. A discussão concentra-se em torno do confronto entre o *instinto*, que caracterizaria os animais, e a *cultura*, que seria a marca exclusiva dos humanos. Podemos ver que o macaco ocupa uma situação intermediária entre a vespa, guiada pelo instinto, e o humano, pela cultura. Apesar de não termos podido ler o texto original — escrito em japonês — devemos lembrar que justamente nessa época os trabalhos dos pais da moderna etologia, Tinbergen e Lorenz, tinham alçado grande importância no ocidente.

Apesar de que Imanishi também não o menciona, porque provavelmente não conhece sua obra, seria, na verdade, um experimento em torno das teorias de Rousseau (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2006, cap. IV) que sustentava que as sociedades humanas eram produto da reunião acidental — mas que não podiam voltar atrás — de indivíduos isolados que antes de sua “socialização” somente entravam em contato entre si para reproduzir-se.

De qualquer maneira, os autores mostram como Imanishi faz previsões para contrastar empiricamente a parte do instinto da parte do aprendizado social, tanto nos primatas não humanos quanto entre nós. O japonês, que tinha lido, sem dúvida, Yerkes, lembra que o americano assinalava como alguns de seus chimpanzés nascidos e criados em cativeiro nem sempre faziam seus ninhos antes de dormir, o que podia indicar um comportamento que não era nem totalmente aprendido, nem totalmente inato. Yerkes escrevia também sobre a dificuldade de ser mãe que experimentavam as fêmeas primíparas. Por isso, propunha o estudo de macacos crescidos em isolamento para abordar a velha pergunta sobre o que separa, nos humanos, a *natura* da *cultura*, proposta que é, sem dúvida, secundada por Imanishi, mas que na verdade fará a fama de outro pesquisador americano, Harlow (1965)⁷, alguns anos depois.

Contudo, diferentemente de um filósofo ocidental, Imanishi propõe estudos experimentais sobre o problema. É assim que, de maneira mais prática, promove os esforços por prover dois bandos de macacos, um deles na agora famosa ilha de Koshima. É Imanishi, com efeito, quem introduz a tradição de complementar a alimentação dos

⁶ Citado e resumido pelos autores. O texto está realmente em japonês e não conhecemos versão ocidental do mesmo, mas sim muitas referências diretas a ele.

⁷ Considerado agora como o *summum* da crueldade contra os macacos pelos promotores do fim do sofrimento dos animais de laboratório (<http://www.primatfreedom.com> & <http://www.allanimals.org>).

macacos com rações disponibilizadas para eles, com a finalidade de estudar de perto seu comportamento alimentar, que para ele era rico em possibilidades culturais⁸. Esta seria uma boa intuição, uma vez que os mais de 65 comportamentos observados em chimpanzés (dos quais falaremos posteriormente) têm em sua maioria — mesmo que não exclusivamente — relação com a alimentação. Um dos pesquisadores japoneses, Sumiko Kawabe, leva a proposta experimental de Imanishi até o ponto de criar em isolamento 11 macacos, que depois reúne em um grupo, necessariamente “artificial” no início, que é introduzido em uma ilha carente de populações autóctones de macacos. Os hábitos alimentares deste bando artificial são estudados em trabalho de campo a partir de 1964 e há menção de que são *sui generis*. Este experimento é, contudo, abandonado devido à morte prematura do pesquisador, em 1972 (ITANI; NISHIMURA, 1973, p. 32-33), um ano antes da publicação do artigo de ambos. Por esta razão, ignoramos o que ocorreu com aqueles macacos desprovidos de pesquisador. A outra proposta de Imanishi consiste em propor a observação ininterrupta das populações de macacos sujeitas a estudo. Esta atitude contrasta, sem dúvida, com a tradição de observações parciais, curtas e *ad libitum*, dos animais na natureza.

3 O provisionamento e suas consequências culturais

Um dos alimentos dados aos macacos são batatas. Este alimento, que provém da América do Sul, faz imediatamente grande sucesso, devido à sua semelhança com os tubérculos que consomem. As batatas eram entregues, como era costume na época, cheias de terra (agora são entregues limpas). Uma pesquisadora, a Professora Ito, nota um dia que uma fêmea jovem — entre 1,3 e 1,5 anos de idade, e não dominante, a fêmea F-111 (ver foto 3), que depois seria batizada como *Imo* (tubérculo, em japonês) — “decide” lavar em um riacho de água doce que desemboca no mar as batatas que colhe. Este comportamento inovador transmite-se, pouco a pouco, por via matrilinear, para toda a comunidade, que passa a adotá-lo (KAWAMURA, 1959).

Lembremos em que consiste a estrutura matrilinear dos macacos japoneses:

Os macacos japoneses vivem em “bandos” nas quais os membros femininos estão relacionados matrilinearmente. O bando é uma unidade social e quando um deles se torna grande pode dividir-se em dois, cada um retendo a estrutura matrilinear. Pelo fato de os recursos serem limitados, a competição surge entre os bandos. Portanto, o bando é também uma unidade ecológica de sobrevivência. Na estrutura de bando dos macacos japoneses, em que há multimachos e multifêmeas, os machos passam de um bando a outro, mas as fêmeas não. Sua dinâmica socioecológica pode ser interpretada como

⁸ Os japoneses consideram que uma comida deve conter no mínimo 28 ingredientes diferentes. Isto contrasta, sem dúvida, com tantas culturas que se conformam com, talvez, menos de dez diferentes ingredientes em sua cozinha.



Foto 3: Imo lavando batatas. Foto © J. Martínez-Contreras (2005) a partir de um pôster cortesia do Japanese Monkey Center.



Foto 4: Fêmea e seu filhote em Koshima. Foto © J. Martínez-Contreras, 2005.(Visita cortesia do Japanese Monkey Center).



Foto 5: Bando completo, juntando grãos de trigo na praia de Koshima. Importante notar a utilização tanto da boca quanto das mãos para esta tarefa. Foto © J. Martínez-Contreras, 2005.

um complexo de estratégias reprodutivas dos machos e uma competição pela terra e pelos alimentos entre as estruturas matrilineares (MARUHASHI; TAKASAKI, 1996, p. 146).

Imo repetirá uma conduta semelhante com grãos de trigo — atualmente o alimento que mais recebem⁹ os macacos —, que jogará no riacho para que eles flutuem e fiquem livres da terra. Tais condutas de limpeza por meio do uso da água — e, mais tarde, a de lavar e, ao mesmo tempo, salgar em água de mar, para dar sabor aos alimentos, conduta que já não vem de Imo¹⁰ — serão adotadas, pouco a pouco, por toda a comunidade, em um processo, na verdade, lento aos olhos dos humanos. Apesar de nenhum dos macacos contemporâneos de Imo sobreviver hoje, estes comportamentos ainda são mantidos, apesar de atualmente as batatas chegarem limpas, como já foi dito¹¹. Então, sim podemos falar de um traço cultural *definido como aquele que, independente das bases genéticas que possa ter, é transmitido por meio da imitação, uma forma de aprendizagem social por observação, por parte de um grupo de animais que vivem em comunidade*. É verdade, contudo, que a capacidade para aprender tem uma base genética: não é possível ensinar uma formiga da mesma maneira que se ensina um macaco (para alguns, de nenhuma maneira, apesar de alguns estudos apontarem para uma possibilidade de aprendizagem mínima em certos insetos).

Mas será que se pode pensar que os macacos de Koshima manifestavam cultura?

⁹ Durante minha visita em 2005, nos dois dias em que estive no Centro Primatológico de Koshima os animais foram alimentados com trigo.

¹⁰ Os pesquisadores começaram também a lançar batatas no mar, a partir de lanchas, e provocaram os animais, que normalmente não entravam no oceano, de modo a que aprendessem a mergulhar para pegá-las.

¹¹ Contrariamente ao que poderia se pensar, agora poucas vezes são fornecidas batatas: somente umas quantas vezes por ano e por motivos especiais.

Vejamos a esse respeito o que diz, por exemplo, uma enciclopédia que costuma recolher *versões já bem estabelecidas* dos conceitos que usa uma sociedade, o *Grand Larousse Universel* (1995, (4), p. 2838). Deixando de lado a etimologia bastante evidente que relaciona a cultura com o cultivo de plantas, são mencionados três aspectos do que significa cultura, evidentemente tomando como único modelo as sociedades humanas:

1. A cultura é a manifestação de um conjunto de fenômenos materiais e ideológicos que caracterizam um grupo étnico, uma nação, uma civilização por oposição a outro (conjunto semelhante). Por exemplo, “a civilização ocidental”.
2. Dentro de um grupo social, seria o conjunto de signos característicos de comportamento, linguagem, gestos, vestimenta etc., desse grupo (por exemplo, em uma sociedade humana estratificada, os signos tornam manifesto que alguém seja um operário, um burguês etc.).
3. Conjunto de processos por meio dos quais um grupo de pessoas permite que outro tenha acesso aos conhecimentos tradicionais que precisa para dominar novos conhecimentos, integrando-os a um fundo comum.

Se analisamos o que ocorreu na ilha com a ação de Imo e suas consequências históricas, podemos dizer que a comunidade habituada da ilha¹² pode ser considerada como uma *cultura* segundo o primeiro ponto, uma vez que a lavagem de batatas e cereais é algo que a caracteriza e, ao mesmo tempo, diferencia essa de outras comunidades de macacos japoneses ou de qualquer outra espécie de macacos.

Se contrastamos a comunidade de Koshima com o ponto dois, podemos ver que ajudaríamos muito os editores dessa magnífica e sábia enciclopédia se chamássemos sua atenção para o fato de que a estratificação em diferentes grupos de dominância não é um fenômeno humano que ocorre a partir do neolítico, mas, sim, algo que encontramos nas comunidades animais de muitos tipos, em particular entre os macacos, estratificação que se manifesta no comportamento dos indivíduos entre si: em atitudes de submissão, de aliança etc.

Finalmente, o ponto três também poderia aplicar-se perfeitamente aos koshimenses, à medida que, a partir dessa invenção individual, os indivíduos mais jovens do bando não apenas aprendem a lavar tubérculos, mas também a aplicar o mesmo procedimento geral aos alimentos proporcionados pelo homem, assim como a transmiti-lo, por aprendizagem social observacional, enriquecendo, assim, o conjunto de conhecimentos que o grupo de símios possui como conjunto interatuante. É verdade que sobre esse último ponto a própria tradição japonesa é crítica de si mesma: Matsuzawa¹³, em particular, assinala que não se trataria de um comportamento completamente natural, uma vez que

¹²Como já assinalamos, a ilha é, às vezes, uma península. Uma ilha pode ter feito, com o passar do tempo, desse grupo uma subespécie, como ocorreu com a *M. f. yakui*.

¹³Matsuzawa (2003).

surgiu a partir da intervenção dos humanos, o mesmo que ocorreu com o costume de mergulhar no mar desses macacos. Essa crítica procede e concordo com ela à medida que qualquer intervenção humana nas comunidades, inclusive as dos “humanos invisíveis”¹⁴, tem um impacto nas comunidades animais, que aprendem de seu entorno. Por outro lado, esses estudos de aprendizagem de novas técnicas por parte de macacos não têm sido, até onde sabemos, confrontados com os de laboratório, como ocorreu com chimpanzés da subespécie *Pan troglodytes verus* da Guiné, dos quais um grupo vive em excelentes instalações na cidade de Inuyama, onde está o Centro primatológico japonês, enquanto outros são observados em liberdade, em Bossou, sudeste da Guiné. Com efeito, com os chimpanzés não é mais possível dizer que o provisionamento interveio no surgimento das suas culturas.

As observações sobre a possibilidade de cultura nos chimpanzés em liberdade são antigas: Du Chaillu, Savage & Wyman, Gardner, na segunda metade do século XIX; Sabater Pi (1940, apesar de não ter publicado até 20 anos depois; por isso, foi Goodall a primeira em apontar isso). A partir de Goodall surgiu um grande número de pesquisadores de campo que começaram a descrever cientificamente a cultura em chimpanzés: ingleses e americanos (Gombe, Kibale), japoneses (Bossou, Mahale), suíços e alemães (Tai), para mencionar apenas as nacionalidades daqueles pesquisadores cujos países mantiveram zonas de estudo reservadas para eles.

A comunidade de cientistas que estuda a cultura em chimpanzés é agora muito grande e diversa. Queremos destacar, apoiados na obra mais conhecida de um deles, McGrew, as contribuições mais comuns dos cientistas para poder confrontá-las, finalmente, com o ponto de vista dos filósofos e aproximar-nos, assim, de uma definição mais sólida de cultura.

4 O modelo primatológico de cultura

A partir de um simpósio sobre “protocultura” em primatas, a que nos referiremos na próxima seção, surgiu uma enorme literatura sobre cultura em animais, especialmente em primatas não humanos e em chimpanzés de modo particular. Não existe hoje em dia primatólogo do comportamento que não faça referência, em suas próprias pesquisas, a essas investigações, todas elas sustentadas seja em pesquisas de campo de longo prazo, seja, nos últimos anos, também em trabalhos experimentais em laboratórios ou zoológicos.

¹⁴Assim são chamados os pesquisadores que se aproximam integrando-se ao panorama perceptivo dos animais, sem jamais interagir com eles; assim, os animais tomam os humanos como objetos ou animais “neutros” (por exemplo, uma cria pode brincar de se esconder atrás de um pesquisador). O conhecimento deste tipo de comportamento permitiu que possam ser observadas bem de perto comunidades de gorilas ou de chimpanzés, para mencionar apenas duas espécies a cujos grupos selvagens conseguimos aproximar-nos na África.

Se os humanos são únicos como espécie e, como tais, incomparáveis, a mesma coisa pode ser dita de qualquer outra espécie animal. Isso não tem impedido que a biomedicina se apoie, por exemplo para fazer vacinas, em outras espécies para conseguir resultados positivos para a nossa. As mesmas moléculas constituem os genes de todos os animais. Se as quatro moléculas que formam o DNA são letras, como propunham metaforicamente Jacob, Lwoff e Monod, temos uma identidade linguística, mesmo que como espécies falemos idiomas diferentes. Nesse sentido, podemos insistir nas distâncias cognitivas e ser excludentes, ao afirmar, por exemplo, que as víboras percebem os infravermelhos milhares de vezes melhor do que nós; da mesma maneira, podemos ser mais inclusivos e assinalar, nesse mesmo exemplo, que tanto as víboras como os humanos somos territoriais. A enorme quantidade de estudos comparativos que relacionam atividades cognitivas humanas com as de aves — como corvos e papagaios — mamíferos — como golfinhos, baleias ou primatas — mostram que pelo menos a comunidade científica não acredita que os humanos sejam uma ilha cognoscitiva no mundo animal (TOMASELLO; CALL, 1997).

Por isso, a diferença que nos interessa destacar aqui é de grau, não de tipo: se cultura significa transmissão de conhecimentos e comportamentos por meio da aprendizagem social, então os chimpanzés — e outros animais com a mesma capacidade — e nós somos semelhantes. Se a antropologia social estuda as diferentes comunidades humanas interessando-se em universais dentro das particularidades de cada cultura, é válido interessar-se pela universalidade da cultura entre os primatas, sem por isso esquecer as diferenças da sua manifestação não apenas entre espécies, mas dentro das próprias espécies.

Outro argumento contra a ideia de que possa haver cultura em outros animais é que os comportamentos específicos das comunidades, por exemplo de chimpanzés, estariam determinados pela genética de cada subespécie. Os estudos de genética mais recentes apontam o contrário. Uma uniformidade genética é compatível com uma diversidade cultural, como nos humanos, uma espécie monotípica. Além disso, Pääbo e colaboradores demonstraram que os chimpanzés mostram um alto grau de diversidade genética, muito maior do que os humanos, o que demonstra que qualquer traço cultural específico não estaria determinado pela sua genética.¹⁵

Nesse sentido subscreveríamos, corrigindo-a, a definição de cultura que McGrew cita de Tylor. Segundo ele, cultura seria “o conjunto complexo que inclui saber, crença, arte, moral, costume e quaisquer outras capacidades e hábitos adquiridos por (um animal) como membro de uma ‘sociedade’”.¹⁶

Agora, aceitando que a cultura existe em sociedades animais não humanas, vamos analisar então o que se pode supor sobre a origem e a razão da cultura.

Os humanos de aspecto moderno têm sido bem-sucedidos desenvolvendo tecnolo-

¹⁵ <http://www.sciencedaily.com/releases/1999/11/991108090738.htm>

¹⁶ Tylor, (1871), citado por McGrew (2004, p. 15). Substituímos “um homem”, por “um animal”.

gias que permitiram que se apoderassem e vivessem em ecossistemas muito diferentes daqueles em que surgiram nossos ancestrais. Por exemplo, contribuímos para o desaparecimento dos neandertais europeus e da Ásia Menor, ou mesmo fomos culpados por isso, e nossa força adaptativa foi o desenvolvimento de uma tecnologia integrando uma cultura cumulativa, não uma adaptação ao ecossistema, como a que tinham eles. As culturas humanas possuem, com efeito, esse meio indireto de disseminação de características culturais no tempo e no espaço, que é a linguagem, e apoiam-se muito mais em uma acumulação cultural do que as culturas que conhecemos de chimpanzés ou de *Macaca*. Elaboramos, com o mesmo cérebro, artefatos mais complexos, cuja técnica é transmitida socialmente: comparemos nossa tecnologia mais recente com as pinturas de Niaux de quase vinte mil anos atrás e teremos a mesma reação de admiração. Somos os mesmos humanos, mas temos uma cultura que aproveitou a arte que os nossos antepassados desenvolveram. As culturas humanas estariam protegidas, segundo alguns autores, por uma espécie de efeito catraca (*ratcheted effect*) exclusivamente humano, que somente permite avançar acumulativamente, e não permite retroceder (TOMASELLO, 1993; RICHERSON; BOYD, 1996 etc.). Estes autores afirmam, segundo McGrew: “a evolução ocorre quando o comportamento é tão complexo que não poderia ter sido inventado por conta própria” (2004, p. 23). Por um lado, essa crítica não exclui as culturas em animais não humanos; mas, em outra interpretação, é parecida com o argumento religioso de Paley sobre um relógio que não poderia ter surgido por acaso e, mais tarde, com as críticas ao darwinismo no sentido de que o olho humano não pode ser explicado por meio da seleção natural. De fato, é possível que exista uma milenar acumulação de traços culturais nesses primatas, que nós simplesmente ignoramos, porque não conseguimos encontrar os passos sucessivos, da mesma maneira que Darwin anunciava que, quando o registro fóssil fosse enriquecido, sua teoria alcançaria mais força.

Em nossa opinião, o “efeito catraca”¹⁷ como fenômeno exclusivo dos humanos está contaminado por antropocentrismo. Fragaszi & Perry (2003) dizem simplesmente que *cultura é tradição* e há tanto tradições quanto culturas em outros animais.

5 A cultura em chimpanzés

Inclusive os primatólogos que demonstravam a existência de culturas em macacos e símios a partir dos anos 1950 e que realizaram há trinta e cinco anos o simpósio sobre “protoculturas” durante o *Congress of the International Primatological Society* (OREGON, 1972) (conferências reunidas em livro de 1973) manifestavam grandes e pouco explicáveis — do ponto de vista atual — reticências sobre o uso do termo ‘cultura’ entre os animais estudados, a não ser pelo temor de entrar em territórios reservados aos humanos:

¹⁷Nota do Org.: essa é a tradução para o Português que adotamos para a expressão *ratchet effect*, utilizada por M. Tomasello.

Quando se chega ao nível de generalização em que se podem discutir todas as sociedades mamíferas no âmbito do mesmo quadro de referência, pode ser, então, é claro, que o termo “cultura” seja apropriado apenas em um sentido adjetivo muito frouxo; portanto, termos como protocultura, précultura, infracultura ou “base biológica da cultura” podem ser substitutos se assim se desejar. Se esses termos podem ou não ser definidos de um modo que seja aceitável para todos é outro problema. Esse problema pode perturbar o pesquisador que é orientado dedutivamente e que quer saber, antes de mais nada, o que os animais e os homens *fazem*, e por quê? (MENZEL, 1973).

Dessa frase podemos extrair duas afirmações que nos parecem interessantes. Apesar de não especificarem a quem se referem como “deductively-oriented researcher(s)”, supomos que se trata, provavelmente, dos filósofos que frequentemente tiveram a tendência a generalizar as particularidades e, inclusive, a transformar certas especificidades em algum tipo de universais platônicos. Sobre esse ponto não podemos senão concordar com nossos colegas japoneses, dado que nada na reflexão platônica — uma vez que qualificamos como “platônicos” esses pensadores orientados dedutivamente — nos teria permitido descobrir a existência de tais comportamentos em animais não humanos. Mas, por outro lado, devemos destacar o aparente temor dos pesquisadores da época de adotarem diretamente o termo *cultura* — tão contrário naquele tempo aos valores da tradição ocidental —, em vez dos de *protocultura* ou *subcultura*, que utilizam em seu lugar. Provavelmente, o “*establishment*” científico não estava disposto a aceitar a existência de cultura nesses pequenos macacos amarelados que sequer eram chimpanzés; esses macacos, pela sua anatomia e pelo seu comportamento, haviam sido reconhecidos, há mais de 4 séculos, como os mais próximos aos humanos (MARTÍNEZ-CONTRERAS, 2007d). E essa reticência aplica-se também aos próprios pesquisadores japoneses, apesar de terem sido desbravadores nesse campo, graças às suas próprias tradições culturais que tiveram grande impacto na primatologia.

6 As culturas dos chimpanzés *troglydytes*

Embora entre os humanos *cultura* significa não apenas a cultura comportamental, mas também a cultura material, claramente presente entre os chimpanzés, que quebram nozes usando martelos e bigornas, discutiremos aqui somente os aspectos comportamentais da cultura.

Apesar do pouco que ainda se conhece das possíveis culturas entre os bonobos (*Pan paniscus*) e de que até agora foram estudadas a fundo menos de dez comunidades de apenas duas subespécies do chimpanzé “comum”, ou *Pan troglodytes*, o que se sabe sobre eles hoje é impressionante em relação aos 400 anos do conhecimento europeu desse animal.

De fato, quase trinta anos depois daquele simpósio de 1972 sobre protoculturas, quando os macacos japoneses eram as estrelas da inventiva primatológica, a nata dos estudiosos dos chimpanzés, especialmente daqueles que fazem trabalho de campo, realizaram, por sua vez, e com o mesmo espírito integrador que tiveram os trabalhos antes citados, uma síntese do conhecimento atual sobre culturas desse pongídeo africano. A partir de uma primeira publicação na *Nature* (WHITEN et al., 1999)¹⁸, não pararam de aparecer desde então laboratórios, projetos, livros, trabalhos e blogs sobre o mesmo tema. A finalidade da síntese foi estabelecer um mapa preciso, tanto em relação à localização geográfica dos diferentes bandos de chimpanzés como com respeito à sinalização da especificidade cultural de cada grupo em particular, com a menção da subespécie à qual pertencia¹⁹ o grupo que manifestava cada cultura, o que significa um total *acumulado*, apesar de não histórico, de 151 anos de observações. Um primeiro resultado é que a quantidade de padrões (*patterns*) de variação cultural assinalados é — o que já era de se esperar — muito superior à de qualquer outra espécie animal observada, com a exceção do *Homo sapiens*. Aqui já não se fala de protoculturas ou subculturas, mas simplesmente de culturas, como no caso dos humanos.

O corpo de especialistas partiu do estudo de sessenta e cinco categorias de comportamentos observados em trabalho de campo. Em seguida, os autores atribuíram a cada categoria um dos seguintes seis códigos:

- 1) *Tradicional* (customary). O comportamento ocorre em todos ou na maioria dos membros fisicamente aptos em pelo menos uma categoria de uma classe idade/sexo (por exemplo, a de machos adultos).
- 2) *Habitual*. Se o comportamento não é tradicional, pelo menos ocorreu repetidamente entre vários indivíduos de maneira consistente com certo grau de transmissão.
- 3) *Presente*. Mesmo se o comportamento não é nem tradicional nem habitual, pelo menos está claramente identificado.
- 4) *Ausente*. O comportamento não foi registrado, sem que exista nenhuma explicação ecológica que justifique isso.
- 5) *Explicação ecológica*. A ausência do comportamento é explicável por uma característica ecológica local.
- 6) *Desconhecido*. O comportamento não foi registrado, mas isso pode ser devido à ausência de oportunidades relevantes de observação.

¹⁸Onde, aliás, Bossou (Guiné) ocupa um lugar importante na análise, apesar de que seu pesquisador responsável, Tetsuro Matsuzawa, não aparece entre os autores.

¹⁹Ver nota 2.

Essas categorias foram rapidamente aplicadas a sete comunidades (duas delas pertencem a uma mesma zona: Mahale) de chimpanzés que manifestam o recorde de observação mais longo, em um intervalo que varia entre 8 e 38 anos. Essas comunidades são:

- a) Bossou (subespécie: *P. t. verus*) na Guiné Sul-Occidental.
- b) Tai²⁰ (subespécie: *P. t. verus*), na zona sul-oriental da Costa do Marfim. Tai pertence não só ao mesmo ecossistema que Bossou, senão que apesar da interferência dos humanos na região continuou havendo intercâmbio genético e cultural entre as populações de símios de ambos os países.
- c) Gombe (subespécie: *P. t. schweinfurthii*). Trata-se da agora mítica região da Tanzânia onde Jane Goodall iniciará, em 1960, patrocinada por Louis Leakey²¹, uma das observações contínuas mais longas de que se tem memória sobre os chimpanzés. A inglesa foi a primeira em descrever a captura de cupins por meio de uma vara como um comportamento instrumental dos chimpanzés, em uma época em que o uso de instrumentos era considerado como um traço exclusivamente humano.
- d) Mahale, grupo "M" (subespécie: *P. t. schweinfurthii*), Tanzânia. Também na Tanzânia, trata-se, como Bossou, de uma zona onde trabalharam especialmente grupos de pesquisadores japoneses vinculados à Universidade de Kyoto.
- e) Mahale, grupo "K" (subespécie: *P. t. schweinfurthii*), Tanzânia.
- f) Kibale Forest (subespécie: *P. t. schweinfurthii*), Uganda.
- g) Budongo Forest (subespécie: *P. t. schweinfurthii*), Uganda.

O leitor deverá notar que as possibilidades de observar outras comunidades de chimpanzés em países onde eles ainda são abundantes, apesar das guerras entre os humanos, como os dois Congos, Gabão, Guiné Equatorial e vários outros, é uma tarefa que ainda deve ocupar os pesquisadores. Se aponto isso é porque vários comportamentos da lista desses oito lugares foram assinalados em outras regiões da África.

De qualquer maneira, as combinações dessas sessenta e cinco condutas já mencionadas determinam trinta e nove padrões de comportamento, incluindo os agrupados em *uso de ferramentas, higiene e cortejo* que "são habituais em certas comunidades, mas que estão ausentes em outras, nas quais as explicações ecológicas já foram descartadas" (WHITEN et al., 1999). Os pesquisadores também destacam as características *qualitativas*

²⁰Em espanhol escreve-se Tai. Mantivemos o ortografia francesa de "Tai" por ser a que aparece na literatura.

²¹Como sabemos, o paleoantropólogo também foi o promotor e mentor das carreiras de outras duas grandes primatólogas: Dian Fossey, que estudou os gorilas de montanha e que morreu assassinada, provavelmente por um caçador furtivo, e Biruté Galdikas, especialista em orangotangos, que ainda mantém um Centro Primatológico na ilha de Bornéu.

dos padrões culturais em chimpanzés devido a que são extensos e múltiplos, diferentemente, por exemplo, do que ocorre entre as aves, entre as quais variações observadas guardam relação com a diversa expressão de padrões individuais; por exemplo, os diferentes dialetos em uma espécie dada de aves. Os chimpanzés, com efeito, podem diferenciar-se dos outros grupos mostrando simultaneamente vários dos padrões culturais repertoriados. Isto faz com que cada cultura seja especialmente diferente das outras em vários padrões, não apenas em um. Cada uma das sociedades de chimpanzés estudadas manifesta um ou mais dos padrões de comportamento conhecidos até agora de cada conjunto, dos quais selecionamos vinte e três como ilustração do que acontece, segundo os autores, em seis lugares, uma vez que há variantes de muitos deles. Os estudiosos da cultura pertencem a vários países europeus, aos EUA e ao Japão. Para esse efeito, usaremos as seguintes abreviaturas de lugares, para assinalar a presença, a ausência, a presença provável, a ausência provável ou a ausência de dados até agora em relação a um padrão cultural: Assirik (A), Bossou (B), Gombe (G), Kibale (K), Mahale (H), Taï (T).

Comportamento de obtenção de alimentos com uso de instrumentos

- 1) *Ant dip* (imersão de uma vara em um formigueiro, com três maneiras diferentes de capturar e deglutir as formigas). Presente em: B, K, A e G; ausente de: T; sem dados: M.
- 2) *Honey dip* (perfuração de um ninho de vespas). Presente em: G e K; ausente: B e T; sem dados: K e M.
- 3) *Bee probe* (afugentar abelhas e obter seu mel com uma vara). Presente em: K; ausente: B, T, G; sem dados: A e M.
- 4) *Leaf sponge* (confecção por mastigação e uso de esponjas vegetais). Presente em: B, K, T e G; sem dados: A e M.
- 5) *Marrow crack* (obtenção de medula quebrando um osso). Presente em: K; ausente: T e G; talvez ausente: B e A; sem dados: M.
- 6) *Nut crack* (abertura de nozes por meio de martelo, bigorna). Presente em: B e K; talvez ausente: A, G, M e T.
- 7) *Termite dig* (captura de cupins com escavação ou perfuração de cupinzeiro). Presente em: B, G, K, T; talvez ausente: A; sem dados: M.
- 8) *Pestle pound* (confecção mediante batidas de massa de fruto de palma). Presente em: B; talvez ausente: K, T e G; sem dados: A e M.
- 9) *Hook stick* (galho utilizado para enganchar outro galho). Presente em: B; ausente: K, T e G; sem dados: A e M.

- 10) *Gum gouge* (espremer a resina ou goma de uma árvore). Presente em: B; ausente: T e G; talvez ausente: K; sem dados: A e M.
- 11) *Termite fish* (obtenção de cupins por meio da veia de uma folha ou usando outros instrumentos). Presente em: A, G e M; ausente: B e T; talvez ausente: K.
- 12) *Algae fish* (obtenção de algas usando uma vara). Presente em: B; ausente: T e G; talvez ausente: K; sem dados: A e M.

Devemos destacar nesta lista que Bossou, com sete comportamentos comprovados, ocupa o primeiro lugar, seguido por Kibale com seis, Gombe com quatro, Assirik com dois e Mahale e Taii com um cada.

Comportamento comunicacional

- 1) *Missile throw* (lançamento intencional de objetos). Presente em: B, K, G e M; ausente de: T; sem dados: A.
- 2) *Branch haul* (puxar grandes galhos como prova de força ou convite sexual). Presente em: B e K; ausente de: T e G; sem dados: A e M.
- 3) *Stick club* (uso de um pau para bater). Presente em: K, G e M; ausente de: B e T; talvez ausente: A.
- 4) *Hand clasp* (sustentar um braço levantado agarrando a mão de outro para facilitar a higiene). Presente em: K, T e M; ausente de: B e G; sem dados: A.
- 5) *Leaf clip* (tirar partes de uma folha com a boca ou com a mão). Presente em: B, K e M; ausente de: T e G; sem dados: A.
- 6) *Play Start* (convidar para o jogo colocando na boca um galhinho). Presente em: K, G e M; ausente de: B e T; sem dados: A.
- 7) *Knuckle knock* (bater para chamar a atenção). Presente em: K; ausente de: B, T e G; sem dados: A e M.
- 8) *Leaf groom* (“higiene” intensa de folhas). Presente em: T, G e M; ausente de: B e K; sem dados: A.

Aqui encontramos que em Kibale estão presentes todos menos *leaf groom*. Mahale apresenta seis, Gombe dois. Não há dados para Assirik. E as zonas de chimpanzés mais ao norte, Bossou e Taii, apresentam três a primeira e duas a segunda.

Comportamento de expressão corporal (body-oriented)

- 1) *Fly whisk* (uso de ramos com folhas para afugentar as moscas). Presente em: B, K e G; ausente de: T; sem dados: A e M.
- 2) *Index hit* (esmagar com o índice ectoparasitas do corpo). Presente em: B e K; ausente de: T e G; sem dados: A e M.
- 3) *Ground nest* (confeção de ninhos no chão e não apenas nas árvores). Presente em: K; ausente de: B, T e G; sem dados: A e M.
- 4) *Leaf napkin* (confeção de assento feito de folhas). Presente em: T e G; ausente de: B e K; sem dados: A e M.
- 5) *Self tickle* (utilização de objetos para coçar-se). Presente em: G; ausente de: B, K e T; sem dados: A e M.

Para esses padrões, chama a atenção a falta de dados nas zonas de Assirik e de Mahale, o que poderia mudar conforme avancem as pesquisas de campo (e enquanto sobrevivam os animais ao impacto dos humanos). No que diz respeito às demais zonas, Gombe apresenta três; Kibale duas; e Bossou e Tai, uma cada.

Lembremos que das três subespécies de chimpanzés, apenas duas são estudadas há bastante tempo e apresentam resultados em várias das categorias, a *P. t. verus*, do oeste, e a *P. t. schweinfurthii*, do leste. Mas é importante sublinhar aqui, como destacam vários autores, que não existe uma coincidência perfeita entre os comportamentos e as subespécies, nem sequer entre os comportamentos e as grandes zonas geográficas, assim como ocorre entre os humanos (que não têm subespécies, é verdade, mas sim notáveis adaptações físicas ao meio, antes chamadas raças).

A essa altura da análise, encontraríamos dois tipos de críticas. A mais frequente é de tradição cartesiana e analítica: enquanto não existe linguagem, os animais só podem fazer essas coisas que chamamos cultura de maneira automática, como robôs programados, e não como produto da reflexão. Descartes pensava que o ponto de apoio do saber estava no *cogito*: pode-se duvidar de algo, porém não de que se duvida. O pensamento é outra coisa, uma substância. E querer eliminar a ideia de mente nos animais trouxe, paradoxalmente, a possibilidade de eliminá-la também nos humanos: para os comportamentalistas, por exemplo, toda ação humana não é mais do que a expressão de um condicionamento operante mais ou menos complexo. O erro do cartesianismo e de seus seguidores analíticos ou comportamentalistas é conceber a ideia de uma substância sem variações e gradações. O aporte do darwinismo, e a possibilidade de estudar a cultura em animais não humanos, é precisamente a hipótese — cientificamente vigente — de que existem processos graduais, cumulativos e diversificados nas várias manifestações da vida, incluindo as culturais. A isso responderíamos que também existem pesquisadores da psicologia dos humanos — que se apoiam, aliás, em um modelo animal

inspirado em aves e roedores — como os comportamentalistas, que afirmariam que entre os humanos também não existe intencionalidade; toda ação humana não é mais do que a expressão de um condicionamento operante mais ou menos complexo. Por isso, se houvesse intencionalidade entre os humanos, podemos ver que essas variantes no comportamento dos símios não estão ligadas a bases estritamente genéticas (como assinalamos acima), uma vez que inclusive dentro da mesma subespécie não encontramos os mesmos comportamentos. Assim como os humanos manifestam constantes culturais (a estrutura do parentesco e as regras do matrimônio, por exemplo), os símios manifestam variantes dos “seus” universais e a esses também chamamos culturas.

Por outro lado, teríamos a crítica contrária: esses comportamentos não têm todos eles traços culturais. Alguém poderia afirmar que, entre os cachorros, por exemplo, existem movimentos que convidam a brincar. Isso é verdade, mas no caso dos chimpanzés — que podem convidar para o jogo por meio de uma expressão corporal, como entre os cães —, a colocação de um galhinho na boca é associado a um convite para brincar, ato que implica o uso de instrumentos que, aliás, não ocorre com a mesma frequência, ou da mesma maneira, em todas as comunidades estudadas.

Não podemos mais duvidar da existência de cultura em animais não humanos que não possuem linguagem natural e que também não podem adquiri-la completamente em sua complexa estrutura. Os defensores de uma linguagem natural exclusiva aos humanos, e que veem com resistência os esforços por ensinar aos pongídeos o AMES-LAN²² ou linguagem americana de surdos, (esforços que efetivamente possibilitaram que vários símios, chimpanzés “comuns” e bonobos, produzissem uniões de até quatro palavras em frases e a aprendizagem de centenas de palavras) verão com mais resistência ainda que se pretenda realizar um estudo comparativo das sociedades de chimpanzés da mesma maneira que se faz com comunidades humanas.

Por isso, e para finalizar, acredito ter posto em destaque que o estudo da cultura tem, entre os primatólogos, claras conotações filosóficas, apesar de brilhantes autores pretenderem que nenhum discurso tem valor comparável a “uma hipótese provada com dados claros” (MCGREW, 2004, p. x). McGrew, com cuja defesa de um conceito naturalizado de cultura coincidimos, não percebe a quantidade de conceitos metafísicos que contém essa frase, começando por “um dado claro” (frase, aliás, inspirada nas “ideias claras e distintas” de Descartes). Entre nós filósofos, para quem a metafísica é o “pão nosso de cada dia”, encontramos, contudo, marcadas diferenças entre aqueles que, apoiando-se em estudos de campo com espécies não humanas, vêem uma continuidade entre o que ocorre no mundo animal e entre os humanos (animais também, afinal de contas) e aqueles que, partindo de considerações metafísicas, mas desta vez *a priori*, afirmam simplesmente que sem linguagem natural não há pensamento e que sem pensamento não pode existir cultura.

²²American Sign Language.

De qualquer modo, foi demonstrado que há entre os animais comportamentos complexos que exigem aprendizagem social ultrageracional — e não apenas aprendizagem individual por tentativa e erro — e que, por isso, não são da mesma natureza que a maioria dos outros, para os quais a aprendizagem social não existe. Identificamos esses comportamentos com a cultura pelas razões expostas. Esse conhecimento nos serve, sem dúvida, para avaliarmos melhor o passado evolutivo da nossa espécie e, além disso, nos ajuda a sermos mais modestos em nosso antropocentrismo.

Contudo, graças a esses conhecimentos, “cultura” deixou de ser um termo exclusivamente metafísico, semelhante ao de mente ou de intencionalidade. Agora é um conceito que tem também uma conotação científica — pelo menos no sentido de que pode ser contrastado com observações e experimentos estritamente controlados — de tal forma que nas comunidades animais pode ser feita uma descrição e um seguimento precisos. Pode ser, inclusive, como ocorreu com a etologia, que as metodologias utilizadas nas pesquisas sobre as culturas em primatas e outros animais possam ser aplicadas de maneira exitosa às culturas humanas.

Por isso, a definição das enciclopédias mudará, sem dúvida, para dar lugar a que o conceito de cultura abranja muitas outras formas de vida, além da humana.

Referências bibliográficas

ARISTÓTELES. *De generationes animalium*. V.7.

BARTON, R. The evolutionary ecology of the primate brain. In: LEE, P. C. (Ed.). *Comparative primate socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 167-203.

FRAGASZI, D. & PERRY, S. (Eds.). *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

HARLOW, H. F.; DODSWORTH, R. O.; HARLOW, M.K. Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 54, n. 1, p. 90-97, Jul. 1965.

HUME, D. *Dialogues concerning natural religion*. Londres: Routledge, 1991.

ITANI, J.; NISHIMURA, A. The study of infra-human culture in Japan. In: MENZEL, E. W. (Ed.). *Precultural primate behavior*. Basel: S. Karger, 1973. p. 26-50.

KAWAI, M. On the newly acquired habit of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Island. *Primates*, v. 4, n. 1, p. 113-115, Mar. 1963.

KAWAMURA, S. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates*, v. 2, n. 1, p. 43-60, Mar. 1959.

KROEBER, A. L. Sub-human culture beginnings. *Quarterly Review of Biology*, v. 3, 325-342, 1928.

LAROUSSE, P. *Grand Larousse universel*. París: Larousse, 1995. 15 v.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. El lugar de los animales frente a los humanos en la época pos-aristotélica. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; ARÉCHIGA-CÓRDOVA, V. (Ed.). *En busca de lo humano*. México: CEFPSVLT, 2007c. No prelo.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. El surgimiento del chimpancé. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; ARÉCHIGACÓRDOVA, V. (Ed.). *En busca de lo humano*. México: CEFPSVLT, 2007d.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Hombres y animales, naturaleza compartida: Montaigne e Charron, pensadores contemporâneos. *Ludus Vitalis*, v. 10, n. 17, p. 37-50, 2002.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Individuo y sociedad: vigencia del pensamiento de J. P. Sartre. In: MARTÍNEZCONTRERAS, J.; PONCE DE LEÓN, A. (Coord.). *Antiguo y moderno*. México: Siglo XXI, 2007b. p. 188-208. (El Saber Filosófico, v. 1).

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Introducción a el saber filosófico. In: MARTÍNEZ-CONTRERAS, J.; PONCE DE LEÓN, A. (Coord.). *Antiguo y moderno*. México: Siglo XXI, 2007a. p. 23-40. (El Saber Filosófico, v. 1).

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Las primeras descripciones de antropoides en el siglo XVII y su importancia para la filosofía de la evolución. In: ROSAS, A. *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2007. p. 183-217.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. Problemas en torno al lenguaje de los póngidos. In: ALCARAZ, V. M. (Coord.). *Una mirada múltiple sobre el lenguaje*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara, 2000. p. 135-159.

MARTÍNEZ-CONTRERAS, J. *Sartre: la filosofía del hombre*. México: Siglo XXI, 2006.

MARUHASHI, T.; TAKASAKI, H. Socio-ecological dynamics of Japanese macaque troop ranging. In: FA, J. & LINDBURG, D. G. Eds. (1996). *Evolution and ecology of macaque societies*, Cambridge, Cambridge University Press.

MATSUZAWA, T. Koshima monkeys and Bossou chimpanzees: long-term research on culture in nonhuman primates. In: WAAL, F. B. M. DE; TYACK, P. L. (Ed.). *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. p. 374-387.

MCGREW, W. C. *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

MCGREW, W. C. *The cultured chimpanzee: reflections on cultural primatology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

SARTRE, J. P. *Les mouches: drame en trois actes*. Paris: Gallimard, 1943.

TOMASELLO, M.; CALL, J. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press, 1997.

TURING, A. M. Computing machinery and intelligence. *Mind*, v. 59, n. 236, p. 433-460, 1950.

TYLOR, E. B. *Primitive Culture: researches into the development of mythology, philosophy, religion, art, and custom*. London: J. Murray, 1871.

WHITEN, A. et al. Cultures in chimpanzees. *Nature*, v. 399, p. 682-685, Jun 1999.

ÉTICA EVOLUCIONISTA: O ENFOQUE ADAPTACIONISTA DA COOPERAÇÃO HUMANA

Alejandro Rosas

1 A explicação da moral

“Ética evolucionista” é um rótulo utilizado em filosofia para se referir ao projeto científico de proporcionar uma *explicação* selecionista ou adaptacionista do comportamento moral e de seus mecanismos subjacentes . A filosofia tem mostrado interesse nesse projeto, principalmente por suas implicações meta-éticas ou metafísicas, como, por exemplo, suas implicações em relação ao problema da justificação ou objetividade da moral, ou ao problema da liberdade e do determinismo. Em compensação, tem sido menor o interesse nos detalhes da explicação e em um exame do empreendimento explicativo com critérios internos a ele próprio. Nesta exposição, interessam-me, com efeito, os detalhes da explicação científica em si, e deixo de lado os problemas tipicamente filosóficos . Convém explicitar aqui as razões desse procedimento, que poderia parecer inapropriado, pois muitos considerariam o problema da justificação ou da objetividade das normas morais como um problema ineludível nesse contexto.

Em primeiro lugar, o problema clássico da justificação da moral não parece ter solução, a não ser que a justificação seja integrada de algum modo em um contexto explicativo (o mesmo vale para a justificação do conhecimento). A justificação de condutas, regras ou políticas de ação apela para princípios morais. Esses princípios, por sua vez, podem ser justificados apelando para outros princípios igualmente morais, embora mais básicos. Mas o processo de justificação assim concebido deve chegar a um fim, ou seja, a alguns princípios que não podem mais ser justificados moralmente derivando-os de outros. Se ao chegar a esse ponto insistimos em perguntar pela legitimidade do princípio, como queria G. E. Moore, a pergunta adquire outro caráter. Não

mais estaríamos perguntando “por que é bom o que o princípio manda?”, mas, sim, “por que pensamos que aquilo que o princípio manda é bom?” Diante desta pergunta é legítimo dar uma resposta que explique nossas crenças apelando para temas que, embora relevantes para o princípio moral em questão, não precisam ser eles mesmos critérios morais. Os temas que são considerados relevantes para uma crença moral podem variar de época para época e segundo a cosmovisão subjacente. Poderia ser a procedência divina de uma crença moral ou, então, sua origem evolutiva. Uma terceira opção apelaria para uma intuição intelectual, na esperança de evitar pressupor uma cosmovisão concreta. Esta estratégia seria, na minha opinião, dilatória, dado que, se o intuicionista postula a existência de valores objetivos, precisa do suporte de alguma cosmovisão. Seja como for, as explicações oferecidas para as crenças morais, quando deixam de apelar para outras crenças morais, apelam para aspectos da realidade que, no universo de quem pergunta, são tidos como relevantes. Nesse caso, a explicação da crença contém um elemento de justificação por coerência, pela inserção do que é explicado em uma visão abrangente. Justificação e explicação revelam-se, então, como parte do mesmo discurso e não cabe pensar em termos de uma contraposição entre ambas.

Assim, a explicação de porquê acreditamos em certos princípios morais básicos, como o da imparcialidade, poderia apelar, em uma cosmovisão naturalista, para traços estáveis (em um grau ainda por estabelecer) da natureza humana como produto da evolução por seleção natural. Esses traços, por sua vez, seriam estabelecidos em coerência com princípios internos da biologia evolutiva e de outras ciências consideradas relevantes para estabelecer fatos sobre esses traços — por exemplo, a psicologia e a antropologia. A coerência de nossas convicções morais básicas com os fatos relevantes estabelecidos por essas ciências dá à explicação um caráter de justificação .

Mas não se trata, é claro, de uma justificação moral. Nesse ponto, é importante esclarecer que os autores paradigmáticos da filosofia moral moderna confirmam o papel que atribuo aqui às explicações justificadoras não morais. É óbvio, por exemplo, que Hume nunca procurou justificar moralmente os princípios básicos da moral. Ocupou-se, em compensação, de sua explicação psicológica e social. E quanto a Kant, se bem é verdade que procurava uma justificação não naturalista da lei moral, não era uma justificação moral o que procurava. Sua hipótese inicial era que a lei moral devia ser *derivada* da liberdade transcendental, entendida como causa espontânea oposta à ação heterogênea das causas naturais. Aceitando o caráter não naturalista dessa derivação, também é óbvio que não se trata de uma justificação moral, ou seja, não é a derivação de um princípio moral partindo de outro princípio moral. E embora Kant tenha finalmente renunciado a “justificar” a lei moral apelando para a liberdade transcendental, o que ofereceu em troca se entende, plausivelmente — embora este não seja o lugar para argumentar sobre isto — como uma *explicação* das nossas avaliações morais cotidianas à medida que são resultados de um ato espontâneo, emanado da *razão pura*, e acessível à

consciência independente de qualquer tentativa de distorção ou ocultação (*Factum*).

O caráter explicativo do projeto científico não o torna fundamentalmente diferente do que os grandes filósofos empreenderam como filosofia moral. Agora, quando se tratam de explicações científicas de fenômenos complexos, como é o caso da moral, é preciso ter um certo gosto pela especulação e uma disposição a arriscar concepções tendo por base uma evidência fragmentada e frugal. De certo modo, os filósofos recebem um treinamento que se adapta, ou talvez se “exapta”, a esses casos. Apesar de serem acusados de elaborar concepções de gabinete (*arm-chair*) sobre o mundo, com frequência é indispensável poder fazê-lo, com a única evidência do senso comum ou do “mundo da vida”, mesmo que se trate de um *sensu comum* cientificamente informado. Porque ao abordar um problema novo, a ciência carece de dados específicos e teorias contrastadas.¹ Mas como sempre se requer alguma concepção para poder aproximar-se de um fenômeno, as primeiras concepções costumam ter um caráter especulativo ou filosófico. Em última análise, essa é a justificativa para abordar, como filósofo, um tema científico que ainda é, em boa medida, especulativo.

2 Evolução de normas morais

Começo resenhando brevemente o pensamento de dois autores que já são clássicos e que, apesar de pertencerem ao campo da ciência mais do que ao da filosofia, abordam o tema da evolução da moral com a requerida dose de ousadia filosófica. Trata-se, por um lado, de Charles Darwin e suas reflexões sobre a evolução da moral em *A origem do homem* (1871) (a partir daqui, *OH*) e, por outro lado, de Robert Trivers e seu artigo clássico “A evolução do altruísmo recíproco” (1971). Trivers é onipresente na literatura científica sobre a evolução da moral. Aparece como o co-inspirador de um programa de pesquisa que utiliza a teoria dos jogos, em versão evolucionista (TJE), para indagar sobre o seu caráter adaptativo, ou seja, pela estabilidade das estratégias cooperativas em competição reprodutiva com outras menos cooperativas. A TJE atribuir utilidades ou pagamentos às estratégias em interação; faz com que interajam ao acaso por um número grande de gerações; estabelece uma equivalência entre utilidades e êxito reprodutivo; e calcula seu sucesso ao final do processo. Nas simulações computacionais desses processos evolutivos, o altruísmo recíproco proposto por Trivers demonstrou suas qualidades robustas para alguns tipos de interação social. Os desenvolvimentos ulteriores são, de certo modo, e dito em jargão filosófico, notas de rodapé desse artigo clássico. A onipresença de Trivers é justificada. Darwin, em compensação, raramente é mencionado, embora seja lembrado por ter antecipado a importância do problema do altruísmo, como é concebido hoje, e sua vinculação ao problema dos níveis e unidades de seleção.

¹ Nota do Org.: sobre o uso do termo ‘contrastar’, em lugar do termo ‘testar’, mais usado em português, ver a N. do Org. no texto B.

Na minha opinião, os continuadores contemporâneos desse projeto não têm consciência cabal daquilo que constitui a contribuição mais promissora de ambos: suas teorias não se limitaram a predizer a utilidade biológica de traços *comportamentais* cooperativos, mas também abordaram o tema dos *mecanismos psicológicos* e sociais que controlam esse comportamento (ROSAS, 2007). Em ambos os autores, o complexo normas-emoções-sanções (formais/informais) desempenha um papel importante, que hoje começa a ocupar, mais uma vez, graças à simbiose com a economia experimental, um lugar central nas explicações evolucionistas mais difundidas da conduta moral humana (FEHR; FISCHBACHER, 2004). Isso confirma o alcance visionário e pioneiro de ambos os autores.

2.1 Darwin

De maneira clara, mas articulada sem os tecnicismos que hoje poderíamos exigir, Darwin atribui às normas um papel central em sua concepção da moral ainda por explicar. O papel que ele atribuiu às normas pode passar despercebido, porque Darwin também tratou a consciência moral como um “instinto social” que se expressa sobretudo em sentimentos. Mas normas e sentimentos morais são parte de um mesmo complexo psicológico e foi assim que Darwin os assumiu. Sua reflexão começa no capítulo 4 de *OH* citando um conhecido elogio de Kant ao dever, em sua *Crítica da razão prática* (L. I, cap. 3): “dever!... tu que obras com apenas mostrar tua lei nua na alma... e ante quem emudecem os apetites, por muito que em segredo se rebelem”.

Explica, assim, o significado da palavra “dever”: “a imperiosa palavra ‘dever’ parece implicar somente a consciência da existência de uma regra de conduta” (DARWIN, 1989, 116)².

Darwin havia escrito ‘instinto persistente’ em vez de ‘regra de conduta’ na primeira edição (ver mais detalhes em RICHARDS, 1987, p. 220, 225), mas a mudança não é uma simples acomodação às críticas. Não há dúvida de que Darwin concebeu o instinto social humano como uma regra prescritiva, como um genuíno imperativo. Já na primeira edição, havia explicado seu conteúdo intencional em termos de uma regra que prescreve o “bem comum”. Define o bem comum, objetivamente, como “fazer florescer o maior número de indivíduos com pleno vigor e saúde, com todas as suas faculdades perfeitas” (DARWIN, 1989, p. 121). O bem comum é o bem de um grupo, mesmo que pequeno (tribo) (Darwin, 1989, p. 98, 106, 108, 117). Alguns sustentam, por isso, que tinha em mente um princípio moral de tipo utilitarista, antes que kantiano, i.e., um princípio segundo o qual o indivíduo pode legitimamente ser sacrificado pelo bem do grupo. Contudo, duvido que Darwin tivesse um princípio deste tipo em mente. Como veremos em um momento, a moral que Darwin coloca como objetivo de sua

² No que se segue, os números entre parênteses referem-se às páginas originais de *A origem do homem*, 2ª edição revista e aumentada de 1877, reimpressa em Darwin (1989).

explicação selecionista não proíbe um egoísmo legítimo, que é compatível com a moral e que protege o indivíduo das arbitrariedades do coletivo; proíbe, sim, o tipo de egoísmo moralmente reprovável que gera os dilemas sociais e cuja supressão é exigida para resolvê-los.

Não deve restar dúvida, então, de que Darwin queria explicar *princípios ou normas* morais. Por outro lado, as normas morais são para Darwin inseparáveis dos sentimentos, dada a sua função como supressoras do egoísmo, gerador de dilemas sociais. Darwin atribui um papel muito importante ao arrependimento ou remorso que acompanha a consciência de ter violado uma norma moral. Também o papel que atribui ao elogio e à repreensão (*praise and blame*), no capítulo 5 de *OH*, destaca o papel dos sentimentos morais e, em particular, sua vinculação com a sanção social e pública. Em última análise, o complexo de normas-sentimentos morais-sanções públicas sustenta a prática social de elogio e repreensão que, segundo Darwin:

...influenciou o homem primitivo desde tempos muito remotos. É óbvio que os membros de uma mesma tribo aprovariam a conduta conducente ao bem comum, e reprovavam a que parecesse má. Fazer o bem a outros — fazer a outros como queres que façam contigo — é o fundamento da moral (DARWIN, 1989, p. 131-132).

Por meio do elogio e da repreensão, dirigidos a velar pelo cumprimento de normas conducentes ao bem comum, Darwin põe o problema do provimento de bens públicos e a solução dos dilemas sociais no núcleo da moral. Os dilemas sociais entraram no núcleo da filosofia moral e política moderna com as obras de Hobbes e de Hume. Característico deles é que, em um grupo grande, não cooperar paga mais do que cooperar, sem importar o que façam outros; essa é a razão de que cooperar no provimento de um bem público seja “irracional”, porque expõe o indivíduo à exploração por egoístas ou aproveitadores (*free-riders*);³ mas caso se opte por não cooperar, o resultado coletivo é que todos perdem, porque o bem não é provido (DAWES, 1980). Darwin mencionou o sacrifício individual em defesa da tribo na guerra, que cabe perfeitamente dentro da definição de bem público: os que contribuem e os que não contribuem se beneficiam por igual, mas somente os que contribuem têm custos. É racional, e também biologicamente mais apto, não contribuir; mas se ninguém contribui ou muito poucos o fazem, o bem público não é provido e todos perdem. Darwin fez com que o dilema social no provimento de um bem público se refletisse em sua concepção da seleção natural: o comportamento que produz o bem público favorece biologicamente o grupo, mas é prejudicial para o indivíduo. O que na teoria da evolução do comportamento social se conhece como “paradoxo do altruísmo” alude ao mesmo fenômeno que os cientistas sociais conhecem como anomalia da cooperação em situações de dilema social: toda sociedade humana produz bens

³ Nota do Org.: com respeito à tradução do termo “free-rider”, que aparece nesta página e em outros lugares deste capítulo, ver a nota 26 do capítulo 12.

públicos em maior ou menor grau, mas isso, contudo, parece contradizer os paradigmas explicativos do egoísmo racional e da seleção individual.⁴

Como solução do paradoxo, Darwin diz, no capítulo 5 de *OH*, que a seleção natural pode ter atuado no nível da tribo (grupo). Darwin sustenta que as lutas intertribais do passado exemplificam processos prolongados de competição entre grupos. Uma disposição biológica a contribuir para bens públicos teria evoluído pelo benefício que trouxe aos grupos e pela competição entre grupos, apesar do prejuízo, pelo menos *prima facie*, para o indivíduo. Usualmente, essas afirmações são tidas como uma defesa da evolução da moral por uma força de seleção entre grupos, que se opõe e supera a seleção individual em favor dos egoístas. Contudo, também é possível integrá-las em uma leitura — heterodoxa, sem dúvida — em que a seleção individual termina favorecendo o comportamento moral e atua em sinergia com a seleção de grupo (ROSAS, 2007).

A plausibilidade dessa leitura heterodoxa de Darwin depende de um esclarecimento das condições sob as quais o comportamento moral seria objeto da seleção individual. A chave está na prática social do elogio e da repreensão (*praise and blame*), enfatizada por Darwin, e no sistema concomitante de sentimentos e sanções morais (ROSAS, 2007). O sistema de sentimentos e sanções fornece os incentivos positivos e negativos para promover o cumprimento de normas. Sentimentos como o arrependimento e o remorso atuam como um freio interno, mas não bastam para garantir o cumprimento das normas. Atuam, então, de maneira coordenada com outros sentimentos, como a indignação e as emoções agressivas que são subjacentes à disposição de castigar aqueles que não as cumprem (DARWIN, 2009, 116). Graças à sanção social e ao castigo das condutas egoístas, aqueles que cumprem as normas obtêm maiores benefícios do que aqueles que não as cumprem. Os últimos são excluídos. Sua transgressão pode trazer-lhes um ganho no curto prazo, mas devido ao castigo perdem, no médio e longo prazo, mais do que ganharam ao não cumprirem as normas.

2.2 Trivers

A relação entre a explicação selecionista e a darwinista da moral, por um lado, e os dilemas sociais e o provimento de bens públicos, por outro, é robusta e é apresentada em dois ensaios contemporâneos, rapidamente transformados em clássicos: “A tragédia dos comuns”, de Garret Hardin (1968), e “A evolução do altruísmo recíproco”, de Robert Trivers (1971). Ambos introduzem a importância da coerção e do castigo ligado a normas de cumprimento recíproco na lógica da seleção. Trivers leva suas reflexões a uma forma teórica mais completa, tanto pela sua capacidade para penetrar detalhes psicológicos no caso humano como pelo seu esforço para captar o fenômeno biológico em sua estrutura

⁴ Nota do Org.: ao longo deste capítulo, e do livro de modo geral, ‘seleção individual’ deve ser entendido como seleção atuando no nível do indivíduo. De maneira análoga, ‘seleção de grupo’ deve ser entendido como seleção atuando no nível do grupo, o mesmo valendo para outros níveis de seleção, no caso de serem relevantes para o processo evolutivo em estudo.

geral. Os desenvolvimentos ulteriores da teoria aplicada a humanos foram, em grande medida, antecipados em seu ensaio.

Trivers aborda uma explicação do altruísmo biológico entre indivíduos não-aparentados de qualquer espécie biológica (e, inclusive, de espécies diferentes). Sua explicação do altruísmo apela para a reciprocidade, ou seja, para o benefício mútuo ou a troca de benefícios. Se A ajuda B e posteriormente B ajuda A, de modo que o benefício para o receptor seja maior do que o custo para o doador, ambos saem ganhando. Essa relação custo/benefício ocorre quando o doador dispõe de excedentes e o receptor está em uma necessidade aguda (devido à doença, por exemplo). A troca beneficia ambos, sempre que realmente alternem os papéis de receptor e doador. Mas também é verdade, e Trivers percebeu isso, que a estrutura de interação contém um incentivo para se ganhar mais às custas da cooperação unilateral do outro. Trata-se de um dilema de prisioneiro de dois jogadores. Assim, Trivers colocou o problema da cooperação em geral, e da cooperação humana em particular, explicitamente no contexto dos dilemas sociais. Contudo, como em todo dilema social, se os envolvidos jogam visando sempre beneficiar-se da cooperação unilateral do outro, não haverá quem coopere unilateralmente e todos perdem em comparação com a situação em que todos cooperam. Como é óbvio que a cooperação universal é preferível à deserção universal, a seleção pode ter-se encarregado de projetar alguns mecanismos para facilitá-la e transformá-la em um equilíbrio. No caso humano, trata-se de mecanismos psicológicos, e justamente dos mesmos que controlam o comportamento moral.

Dado que a cooperação entre indivíduos não-aparentados é vantajosa se e somente se estiver no marco de um contexto de reciprocidade, os indivíduos devem ter motivações para cooperar e reciprocitar, assim como também mecanismos que lhes permitam distinguir entre aqueles que têm e aqueles não têm essas motivações. Apelando para as pesquisas de psicólogos sociais, Trivers explicou como os sentimentos de amizade, de simpatia, de gratidão, de culpa e de agressão moralista estão projetados para controlar o altruísmo recíproco; e como os seres humanos prestam especial atenção às intenções e aos traços de caráter, de modo a poder discriminar entre trapaceiros e cooperadores. Esta capacidade para discriminar é fundamental, uma vez que é discriminando que conseguimos, por fim, estar protegidos dos trapaceiros.

Contudo, tão importante quanto a capacidade de discriminar é saber o que fazer com aqueles que, sistematicamente, tentam tirar vantagem daqueles que cooperam, enganando-os ou violentando-os. Quando descreve o modelo geral — que aplica a todas as espécies — Trivers menciona que as vítimas dos trapaceiros os excluem de maneira permanente de toda cooperação ulterior. Mais adiante, quando elabora em detalhe o caso humano, menciona a agressão moralista contra os trapaceiros, que hoje se conhece como castigo altruísta⁵ (FEHR; GÄCHTER, 2002), e que pode ir da agressão

⁵ Nota do Org.: manteve-se, neste capítulo, a expressão ‘castigo altruísta’, usada pelo autor como tradução da expressão “*altruistic punishment*”, embora, no capítulo 12, os autores tenham optado por uma tradução

verbal até o homicídio. A estratégia do altruísmo recíproco nos humanos tem, então, duas opções para castigar os trapaceiros: pode simplesmente cortar toda cooperação futura com eles e/ou pode apelar para a agressão direta, seja verbal ou abertamente física. Perto do final do texto, Trivers menciona, tangencialmente, uma circunstância que amplia as possibilidades de castigo: em um grupo estável, qualquer um pode conhecer os traços de caráter dos demais, seja por observação direta ou pelo que os outros contam. É daí que nasce a preocupação pela própria reputação e a possibilidade de castigar opinando sobre os traços de caráter de outros. Ser reconhecido publicamente como trapaceiro é uma forma de ser castigado, uma vez que leva, no mínimo, à exclusão social. Finalmente, Trivers menciona que, para facilitar as interações entre vários indivíduos, são formuladas regras de troca ou normas de conduta e que os trapaceiros passam a ser caracterizados como aqueles que violam tais regras e normas.

Com o que foi dito fica claro que o complexo normas-emoções-sanções desempenha um papel tão importante em Trivers como vimos que desempenhava em Darwin. Na literatura atual, as normas e os castigos adquiriram especial protagonismo para explicar o grande sucesso adaptativo da cooperação humana, que se diferencia pela sua escala — maior do que a observada em qualquer outro tipo de organismo, com exceção, talvez, dos insetos sociais. Um grupo de autores reconheceu esse fato em conexão com uma estratégia que eles postulam como inovadora e superior às estratégias clássicas de reciprocidade direta e indireta: a reciprocidade forte ou castigo altruísta. A novidade da estratégia é discutível, já que se pode sustentar que suas características fundamentais, ou seja, a coerção sobre os desertores por meio de castigos e o caráter psicologicamente altruísta de seu mecanismo subjacente, já estão contidos na ideia de reciprocidade de Trivers, especialmente pelo papel que ele atribuiu às emoções, à agressão moralista e às normas ou regras socialmente pactuadas nas interações “multipartes” em grupos grandes (ver ROSAS, 2008).

3 Os limites da reciprocidade

A interpretação atual do “altruísmo recíproco” foi proposta por Axelrod e Hamilton (1981), que o reduziram ao *Tit for Tat*, uma estratégia para interações diádicas: “coopera na primeira jogada, depois copia o que fez o teu oponente”. Começa assim um programa teórico de pesquisa que explora condutas cooperativas com simulações computacionais de processos evolutivos, no qual competem diferentes estratégias sociais e as mais aptas se propagam.

mais literal: ‘punição altruísta’. Em ambos os capítulos as palavras ‘castigo’ e ‘punição’ (e, por vezes, ‘sanção’) poderiam ser intercambiadas, mas deve-se atentar para diferenças sutis no seu significado, em função do contexto (ver a nota 27 do capítulo 12). Como o autor do presente capítulo sublinha, ‘castigo altruísta’ (ou, ‘punição altruísta’) é a expressão hoje favorecida, particularmente na teoria dos jogos, em lugar da expressão ‘agressão moral’ ou ‘agressão moralista’ (*moralistic aggression*), utilizada originalmente por Trivers para designar o mesmo comportamento.

O entusiasmo teórico inicial com o altruísmo recíproco desembocou, paulatinamente, em uma atitude cética vinda tanto da pesquisa empírica como das análises teóricas. Do lado empírico, surgiram dúvidas tanto sobre quão difundido é o altruísmo recíproco no âmbito animal (NOË, 1990; CONNOR, 1986, 1995; CLEMENTS; STEPHENS, 1995; DUGATKIN, 2002; HAMMERSTEIN, 2003; STEVENS et al., 2005) como sobre seu poder explicativo no caso humano (BLURTON-JONES, 1987; HAWKES, 1993; FEHR; FISCHBACHER, 2003). As dúvidas adquiriram uma forma canônica, no caso humano, quando Boyd e Richerson pesquisaram, com o uso de modelos matemáticos, os efeitos da reciprocidade em dilemas iterados de mais de duas pessoas que interagem para produzir um bem público. Nesse dilema, os colaboradores investem individualmente uma quantidade c para produzir um benefício coletivo b , que é repartido de maneira equitativa entre n participantes (onde $b = c.k$; $1 < k < n$; $b/n < c$). Dado que o retorno da contribuição (b/n) é sempre menor que seu custo (c), não cooperar é a estratégia dominante, sem importar o que os outros façam. Mas se ninguém coopera, todos perdem. Boyd e Richerson (1988, 1992) descobriram que, nesse caso, a reciprocidade não promove a cooperação. Pelo contrário, desestimula a colaboração: quando os colaboradores retaliam contra os desertores em um grupo grande que interage repetidamente, prejudicam também aqueles que colaboram. Nas sucessivas iterações, o número de colaboradores diminui e o de desertores cresce. De fato, esse resultado já era conhecido pelos experimentos com humanos e era explicado pela impossibilidade de focalizar o castigo por meio da reciprocidade (DAWES, 1980).

Experimentos posteriores mostraram que, se os desertores são castigados em um jogo diádico ligado ao jogo de bens públicos, são induzidos a cooperar para evitar o castigo. Entre os resultados robustos dos experimentos econômicos de bens públicos conta o fato de que o castigo promove a cooperação, enquanto a reciprocidade a desestimula (FEHR; GÄCHTER, 2000; 2002) (fig. 1).

Os economistas experimentais extraíram uma consequência adicional de seus experimentos. Afirmam que o altruísmo recíproco sofre de uma deficiência motivacional quanto a sustentar o comportamento cooperativo. A cooperação somente se sustentaria em interações diádicas nas quais é possível esperar uma retribuição futura, e desertaria em um jogo de uma única jogada. Mas os experimentos mostram, consistentemente, que muitas pessoas incorrem em custos para castigar desertores com os quais não voltarão a interagir posteriormente. Nesses casos, o castigo é um bem público, porque beneficia também aqueles que não castigam. Em jogos de ultimato de uma única jogada, uma fração significativa dos jogadores divide seu capital de maneira equitativa com outros, e uma fração semelhante recusa as ofertas quando se afastam de uma divisão equitativa. A recusa é uma forma de castigo custosa, uma vez que uma oferta recusada implica que ambos os jogadores vão embora de mãos vazias. Em jogos de bens públicos de uma única jogada com opção de castigo, castiga-se com frequência, principalmente aqueles não contribuem (FEHR; GÄCHTER, 2000, 2002). Terceiras partes (partes não

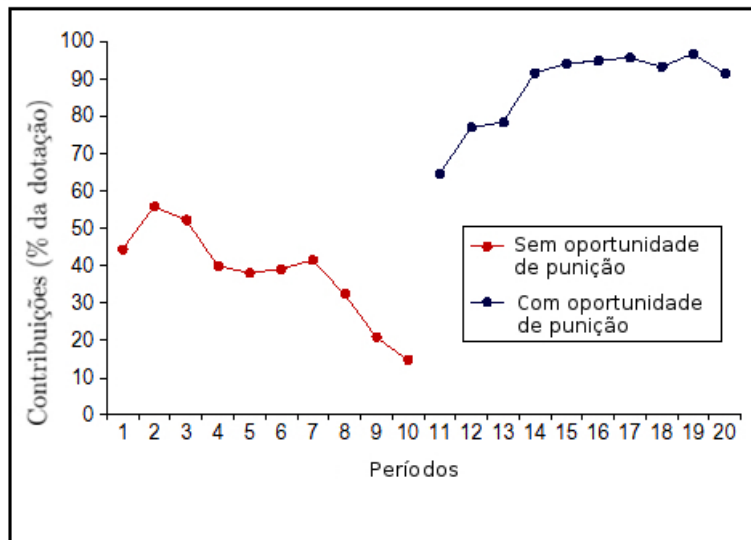


Figura 1: A cooperação decai sem castigos (primeiros 10 períodos) e aumenta quando é possível castigar os desertores. (Fonte: FEHR; FISCHBACHER, 2004)

envolvidas no jogo) castigam com frequência quando presenciam a deserção de outros, apesar de que o castigo é custoso e as terceiras partes não ganham materialmente nada castigando. Esses resultados têm sido replicados com adultos em amostras de 15 populações diferentes que representam uma variedade de condições econômicas e culturais, incluindo sociedades pré-modernas de pequena escala (HENRICH et al., 2006). Nesses experimentos, é óbvio que a expectativa de ganhos futuros não é o que motiva o castigo como bem público de segunda ordem.

Reunindo ambos os pontos, os defensores do castigo altruísta sustentam que se trata de uma estratégia inovadora que pode explicar a cooperação humana em grande escala, ali onde a reciprocidade direta e indireta fracassam (BOYD; RICHERSON, 1992; SOBER; WILSON, 1998; FEHR; GÄCHTER, 2002; GINTIS et al., 2003; HENRICH et al., 2006). O castigo altruísta está controlado por um mecanismo psicológico muito poderoso voltado para a cooperação. Trata-se, justamente, de uma norma de reciprocidade ou equidade que proíbe a obtenção de benefícios a expensas de outros e que prescreve castigo para aqueles que persigam esses benefícios. Acima vimos que, segundo Trivers, uma norma desse tipo controla o altruísmo recíproco. Além disso, uma análise dos resultados dos experimentos econômicos e dos modelos computacionais sugere que um mesmo mecanismo psicológico subjaz às estratégias de reciprocidade direta, indireta e de reciprocidade forte ou castigo altruísta, e que se trata justamente de uma norma de reciprocidade. Apresento essa análise nas seções seguintes, após uma breve explicação sobre a predominância do ponto de vista comportamental na teoria evolucionista. Acredito que é útil destacar a continuidade no projeto evolucionista: confirma que, no caso humano, o sucesso adaptativo da cooperação deve-se a mecanismos psicológicos especiais, i.e., normativos, e que eles devem ser o objetivo principal da explicação

buscada.

4 Padrões de conduta e mecanismos próximos

Para entender a conexão do castigo altruísta com o complexo normas-emoções-sanções que subjaz tanto à reciprocidade em Trivers como à norma do bem comum em Darwin, é necessário notar que a teoria evolucionista da cooperação tem estado focada, tradicionalmente, sobre os padrões de conduta, com pouca atenção aos mecanismos próximos que a controlam. Os padrões de conduta constituem o objeto da explicação, e usualmente são concebidos a partir dos seus efeitos sobre o êxito reprodutivo. Mesmo Trivers, que em sua análise da reciprocidade humana prestou excepcional atenção aos mecanismos psicológicos, começou com uma advertência sobre as categorias psicológicas: “enganar é um termo usado neste artigo apenas por conveniência, para denotar a falta de reciprocidade; não traz implícito que haja intenção consciente ou conotação moral” (1971, 36). Da mesma maneira, Axelrod e Hamilton (1981) apresentaram o altruísmo recíproco como uma “estratégia”, eliminando do termo qualquer conotação psicológica: as bactérias são tão capazes de condutas “estratégicas” quanto os humanos. O que importa em uma estratégia são seus efeitos na aptidão biológica, dadas as condutas dos outros jogadores. Assim, as condutas sociais são classificadas segundo sua maneira de combinar a transferência ou retenção de benefícios e a imposição de custos como respostas às jogadas dos oponentes. Diferentes combinações mostram aptidões diferentes e competem entre si.

A prática de colocar o foco nos padrões de conduta, abstraindo os mecanismos próximos, alimenta a ideia de que um padrão comportamental concebido a partir dos seus efeitos define a identidade de uma estratégia. Eventuais diferenças nos mecanismos subjacentes são irrelevantes. De acordo com essa ideia, o altruísmo recíproco pode ser o mesmo em humanos e em animais não humanos. Contudo, investigações recentes sugerem que os recursos psicológicos dos agentes em interação determinam diferenças sutis nos padrões comportamentais de cooperação (BROSNAN; DE WAAL, 2002; DE WAAL, 2000). Assim, por exemplo, a reciprocidade como padrão de interação com retornos diferidos no tempo provavelmente inexistente em animais não humanos, ou pelo menos naqueles que descontam o futuro a taxas elevadas. Muitas espécies parecem carecer dos recursos psicológicos necessários para a reciprocidade com retornos diferidos (HAMMERSTEIN, 2003; STEVENS; HAUSER, 2004).

Uma vez que levamos em consideração os mecanismos próximos, pode ocorrer que um mecanismo flexível e poderoso venha a gerar diferentes padrões de conduta. Os economistas experimentais já enfatizaram, corretamente, que seus experimentos com jogos econômicos de uma única jogada (*one shot*) revelam uma motivação guiada por normas de equidade. Contudo, em uma postura acrítica, excluíram a presença dessas mesmas motivações na reciprocidade direta e indireta (GINTIS et al., 2003). Essa

exclusão não parece plausível. Mesmo que a reciprocidade e o castigo, ou punição, como categorias da biologia evolutiva, não impliquem qualquer tese sobre os mecanismos subjacentes, é plausível sustentar que, em humanos, um mecanismo normativo é a causa próxima tanto da reciprocidade como do castigo. Este seria um mecanismo geral que predispõe à aquisição de regras de domínio público, à reciprocidade no cumprimento dessas regras e a castigar aqueles que não as cumprem (SRIPADA; STICH, 2006). De acordo com isto, tanto a reciprocidade como o castigo são manifestações comportamentais do mesmo mecanismo normativo.

5 Cooperação humana: indícios de mecanismos normativos

Como expliquei acima, a reciprocidade forte ou castigo altruísta é uma estratégia para explicar a cooperação humana em grande escala, proposta por um grupo de autores que combinam os resultados da teoria evolucionista dos jogos com o programa empírico de pesquisa psicológica promovido pelos economistas experimentais (GINTIS et al., 2003). Nos modelos teórico-computacionais, as estratégias sociais são definidas pelos seus efeitos na utilidade material dos agentes em interação, utilidade que depois se traduz em eficácia biológica (êxito reprodutivo). Os modelos procuram estratégias cooperativas bem-sucedidas; e bem-sucedidas são aquelas capazes de invadir uma população e de resistir a invasões depois que a simulação do processo evolutivo passa por um número grande de gerações. A definição das estratégias pelos seus efeitos reprodutivos torna periférico o tema dos mecanismos psicológicos. Contudo, há um aspecto das estratégias modeladas que tem sido de especial importância para os modelos propostos e que se conecta com os mecanismos psicológicos: as regras de atribuição de reputações. Todas as estratégias bem-sucedidas levam em consideração, de um modo ou de outro, a reputação dos oponentes. Os planejadores desses experimentos têm enfrentado a necessidade de modelar regras cada vez mais sofisticadas para todas as estratégias. Anteriormente, vimos que, tanto em Darwin como em Trivers, a atribuição de reputações conecta-se com os mecanismos normativos que controlam o comportamento cooperativo. Quando se aplicam normas de cooperação, a atribuição de reputações é feita monitorando o cumprimento das normas e torna-se sofisticada. Assim, a sofisticação das regras de atribuição é um indício de que o comportamento cooperativo que se quer modelar é um comportamento guiado por normas. Mas não é indício suficiente. Adicionalmente, quem coopera deve estar motivado a castigar condutas que se entendem como violação de normas sociais, mesmo sem obter benefícios econômicos diretos por isso. Essa condição altruísta é um necessário indício adicional de controle normativo.

Acredito que os resultados tanto dos modelos teóricos como da pesquisa experimental apresentam evidências suficientes de que todas as estratégias de reciprocidade — direta, indireta e forte — dependem de uma atribuição de reputações baseada na atribuição de intenções. Tentarei mostrar isso nas próximas seções. Quanto à condição

de altruísmo psicológico, que se presume que seja particular à reciprocidade forte, está instanciada também na reciprocidade direta e na indireta. Tanto os defensores da reciprocidade forte como seus críticos (BURNHAM; JOHNSON, 2005) erram ao excluirmos o altruísmo psicológico dessas estratégias clássicas. Contudo, dado que este ponto é extremamente controverso, vou reservá-lo para a seção final.

6 A atribuição de reputações

Vamos lembrar em que consistem as estratégias clássicas de reciprocidade na teoria evolucionista dos jogos: são elas o altruísmo recíproco (também denominado reciprocidade direta) e a reciprocidade indireta. A reciprocidade direta é uma estratégia para interações repetidas entre dois agentes (sempre os mesmos). *Tit for Tat* (TFT) é o padrão básico: “coopera na primeira jogada, depois copia o que fez o teu oponente”. A reciprocidade indireta, em compensação, não se restringe a interações repetidas com o mesmo jogador. Quem adota essa estratégia interage com jogadores que nunca antes encontrou, baseando-se em informação pública sobre suas reputações.

TFT, como padrão básico da reciprocidade direta, tem sucesso ao dissuadir a exploração em interações diádicas repetidas, uma vez que responde à deserção com deserção. Contudo, se forem admitidos erros de percepção ou de implementação, dois jogadores TFT podem cair em um ciclo de castigo mútuo sem possibilidade de escapatória. Esta fraqueza vem de que a estimativa das reputações por parte dos jogadores é crua e inflexível, não representando de maneira realista nossos critérios de atribuição. Essa é a razão de que tenham sido propostas modificações à regra para atribuir reputações. CTFT (*contrite tit for tat*), por exemplo, reconhece quando a deserção foi injustificada e aceita, sem retaliação, a deserção do outro jogador, ou seja, não a considera como sinal de um caráter trapaceiro. Assim, não permite que seus próprios erros determinem uma atribuição equivocada de reputações, sendo capaz de restaurar a cooperação (SUGDEN, 1986; BOERLIJST et al., 1997).

Esse exemplo convida a uma reflexão. De um ponto de vista formal, é possível ver a TFT e a CTFT como estratégias diferentes, embora a única coisa que mude seja a regra para atribuir reputações. Mas isso não deve ocultar que a introdução de CTFT responde à busca por uma representação formal fidedigna da cooperação humana, concebida como reciprocidade. A regra de atribuição de reputações não é extrínseca, mas intrínseca à estratégia. Se a TFT utiliza uma regra muito simples e inapropriada, não é correto continuar com ela como versão formal completa do altruísmo recíproco. À medida que apenas modifica a regra de atribuição de reputações, é razoável sustentar que a estratégia continua sendo a mesma e que mudamos a regra de atribuição para reproduzir com maior exatidão a reciprocidade humana.

É possível que ainda sejam necessárias modificações posteriores para capturar a regra de atribuição que subjaz à reciprocidade. Por exemplo, com suas regras de atribuição, a

TFT e a CTFT não têm sucesso em interações com jogadores diferentes, uma vez que essas estratégias podem ser exploradas por desertores incondicionais altamente móveis, que nunca interagem com o mesmo TFT duas vezes. Se a busca de novos oponentes não é custosa, a TFT e as estratégias afins que cooperam na primeira jogada enfrentam o perigo de extinção (ENQUIST; LEIMAR, 1993). Para evitar esse perigo, quem coopera sobre a base da reciprocidade deve monitorar as reputações de todo oponente potencial e desertar contra os desertores já na primeira interação. O próprio Trivers chegou a sugerir isso (TRIVERS, 1971; BURNHAM; JOHNSON, 2005), e Alexander (1987) desenvolveu a ideia com a denominação de *reciprocidade indireta* (RI).

A diferença entre a reciprocidade direta e a indireta não é mais do que uma modificação na regra de atribuição de reputações, motivada pelo objetivo de representar com precisão o fenômeno da reciprocidade. A modificação traz estratégias “novas” somente de um ponto de vista formal. A reciprocidade indireta, como *padrão comportamental diferente*, pode ser vista como uma estratégia *nova*. Mas de outro ponto de vista continua sendo a mesma reciprocidade com uma regra de atribuição de reputações mais adequada, que inclui todos os oponentes potenciais incorporando informação disponível no meio social.

Em sua forma mais simples, a RI atribui reputações por meio de uma pontuação binária da imagem — bom ou mau — com base apenas na jogada prévia do oponente (NOWAK; SIGMUND, 1998). Versões mais sofisticadas descrevem a RI como levando em conta não só a jogada prévia do oponente, mas também sua reputação e a de seu respectivo oponente no momento de fazer a jogada. Neste caso, a deserção prévia de um oponente não é sempre avaliada do mesmo modo, uma vez que se um jogador de boa reputação deserta contra um desertor, mantém sua boa reputação. Esta regra de atribuição é conhecida como *STANDING* (SUGDEN, 1986; PANCHANATHAN; BOYD, 2003). Da mesma maneira, a jogada cooperativa não necessariamente é avaliada como boa: se um jogador com boa reputação coopera com um oponente com má reputação, perde sua boa reputação. Esta regra de atribuição é denominada *JUDGING* (OHTSUKI; IWASA, 2004). A programação computacional de estratégias com essas regras sofisticadas precisaria levar em consideração uma rede complexa de histórias cruzadas, dado que as reputações de cada jogador dependem de jogadas prévias e das reputações dos oponentes nesse momento, que por sua vez dependem de jogadas prévias, etc., até o infinito. Isto pode levar a um beco sem saída, mas o problema pode ser resolvido atribuindo uma distribuição inicial arbitrária de reputações a uma população e formulando regras concretas e simples para a atualização de reputações, com base nas reputações atribuídas inicialmente e nas condutas posteriores (OHTSUKI; IWASA, 2004). Contudo, estes e outros teóricos (PANCHANATHAN; BOYD, 2003) reconhecem que as reputações são atribuídas, na vida real, por meio da atribuição de intenções, motivações e traços de caráter. Apesar de que um experimento parece mostrar que os humanos atribuímos reputações por meio de uma pontuação binária da imagem baseada em jogadas imediatamente anteriores

(MILINSKI et al., 2001), o projeto desse experimento somente ofereceu uma alternativa adicional, baseada na consideração de histórias comportamentais mais complexas. É plausível que as regras que os humanos utilizamos para atribuir reputações se alimentem de várias fontes e não apenas de histórias complexas de conduta. As histórias de interações são apenas uma informação entre outras. A informação flui por múltiplos canais e termina na atribuição de intenções e traços de caráter.

7 Castigo e reciprocidade

Até aqui tenho sustentado que não há necessidade de considerar a reciprocidade direta e a indireta como governadas por mecanismos psicológicos diferentes. Trata-se da mesma reciprocidade, que atribui reputações com critérios sofisticados para ampliar sua capacidade de êxito em diversos tipos de interações. Passo agora a considerar se uma tese semelhante pode ser sustentada em relação com a estratégia cooperativa baseada no castigo altruísta (CA), também chamada reciprocidade forte. A estratégia CA entrou no panorama dos modelos computacionais com a pretensão de triunfar contra os desertores em dilemas de prisioneiros com vários jogadores ($n \gg 2$) (BOYD; RICHERSON, 1992). A estratégia CA conduz a interação em duas fases. Na primeira, coopera no dilema de n -pessoas. Na segunda fase, castiga em interações diádicas, e incorrendo em custos, aqueles que não cooperaram na primeira fase. Se o custo de ser castigado na segunda fase supera o custo de cooperar na primeira fase, o incentivo para não cooperar desaparece (FEHR; GÄCHTER, 2000). Além de ser utilizada em jogos de bens públicos, a estratégia CA é implementada também em jogos de ultimato e em jogos de castigo de terceiras pessoas (GINTIS et al., 2003; FEHR; FISCHBACHER, 2004b; HENRICH et al., 2006).

A primeira coisa a se notar é que a estratégia CA é psicologicamente similar à reciprocidade direta e indireta no que diz respeito à regra de atribuição de reputações. Evidência procedente de experimentos com jogos de ultimato indicam que os receptores nesses jogos atribuem reputação aos ofertantes raciocinando sobre suas intenções, dado que a disposição de um receptor a castigar recusando a oferta — o que faz com que tanto o receptor como o ofertante saiam com as mãos vazias — é afetada pelas intenções que ele atribua aos ofertantes. Por exemplo, se, em um jogo de ultimato, o ofertante apresenta-se como um computador ou como um humano coagido por opções preestabelecidas pelo experimentador, e se a oferta de divisão é pouco generosa, o receptor, ciente dessas circunstâncias, não tem a mesma inclinação ao castigo do que quando a oferta pouco generosa é apresentada como plenamente intencional e sem coação (BLOUNT, 1995; FALK et al., 2003; FALK; FISCHBACHER, 2006). A razão, presumivelmente, é que essas “deserções” não são amostras de um traço de caráter, nem expressam a intenção sistemática de desertar. Em resumo, a estratégia CA baseia-se na atribuição de intenções e de caráter, mais do que na simples conduta, assim como ocorre com a reciprocidade direta e com a indireta.

Aqueles que inicialmente propuseram a estratégia CA consideraram que era única pela sua capacidade para invadir populações de desertores em dilemas de prisioneiros de vários jogadores ou dilemas de bens públicos. Mas Milinski e colaboradores (2002) mostraram experimentalmente que uma estratégia de reciprocidade indireta tem o mesmo efeito que o castigo direto e custoso: ela “disciplina” os desertores em um dilema de n -pessoas. Quando se joga alternada e repetidamente um jogo de RI com um jogo de bens públicos, o desejo de manter a reputação no jogo de RI induz aqueles que preferem desertar no jogo de bens públicos a cooperar. Modelos teóricos confirmam esse resultado (PANCHANATHAN; BOYD, 2004).

É muito factível pensar que o mesmo resultado seria obtido alternando um jogo repetido de bens públicos com um jogo repetido de reciprocidade direta. Isso permite concluir que as três estratégias — reciprocidade direta, indireta e forte — detectam os desertores atribuindo intenções; e uma vez detectados, os desertores são disciplinados, seja mediante castigos diretos ou excluindo-os dos benefícios da reciprocidade. Os desertores são disciplinados sempre em interações diádicas. Um experimento recente — que combina um jogo de bens públicos com um jogo que oferece a opção de “disciplinar” (*enforce*) mediante reciprocidade negativa (deserção em RI) ou mediante castigos diretos (CA) —, mostra que o castigo direto decresce significativamente se os cooperadores podem disciplinar os desertores por meio da reciprocidade (ROCKENBACH; MILINSKI, 2006). Assim, reciprocidade negativa e castigar apresentam-se como métodos alternativos para disciplinar os desertores e fazer cumprir (*enforce*) a norma de cooperação (ROSAS, 2008; SIGMUND, 2007). Sendo assim, as três estratégias em questão expressam uma mesma norma geral que prescreve cooperar com cooperadores e disciplinar os desertores. Contudo, influentes economistas experimentais sustentam que os jogadores que implementam a reciprocidade direta ou indireta somente tentam melhorar seus ganhos pessoais: restringem, assim, as motivações altruístas e normativas ao castigo altruísta. Acredito que isso é uma concepção equivocada. Aqueles que implementam a reciprocidade direta ou indireta contra os desertores expressam assim sua intenção de discipliná-los no cumprimento de normas.

8 Uma regra para todas as estratégias

Embora o que foi dito anteriormente não estabeleça que uma regra única subjaz às três estratégias, proporciona alguma evidência a favor dessa tese. As três estratégias utilizam os mesmos critérios intencionais para detectar os desertores. Discriminamos desertores de cooperadores atribuindo disposições estáveis de caráter. A informação comportamental é uma pista entre outras, mas não há regras simples que permitam inferir um traço de caráter a partir de uma conduta observada, sem contar que se utiliza informação de diversos canais, como opiniões de terceiros ou sutis sinais faciais das intenções e emoções subjacentes à conduta (FRANK, 1988; YAMAGISHI et al., 2003).

Essa informação pode mascarar a informação comportamental, como, por exemplo, quando julgamos que um ato cooperativo é expressão de uma disposição calculista e não de um caráter generoso (TRIVERS, 1971). Sejam quais forem as regras usadas, a atribuição de traços de caráter resolve o problema da discriminação dos desertores em um ambiente social de reciprocidade com retornos diferidos. Os critérios intencionais aplicam-se em todas as estratégias. Já vimos que a TFT atribui reputações de maneira muito crua e, por isso, representa de maneira inadequada a reciprocidade humana (KOLLOCK, 1993; BOERLIJST et al., 1997). É intolerante aos erros; sua obsessão com um balanceamento perfeito prejudica a manutenção de relações a longo prazo (KOLLOCK, 1993; DE VOS, 2001). Na vida real, os altruístas recíprocos em interações diádicas não reagem de maneira rígida às jogadas prévias de seus oponentes, mas se guiam de maneira flexível atribuindo traços de caráter. Dessa maneira, conseguem construir cooperação a longo prazo com vários oponentes e com reciprocidade diferida.

Se as três estratégias atribuem reputações com o mesmo critério, então poderiam depender todas da mesma regra de reciprocidade: “coopera com cooperadores, castiga os desertores”. Os padrões comportamentais concretos são gerados juntamente com as convicções sobre a reputação dos oponentes e sobre o tipo de interação, bem como sobre a estratégia apropriada e eficiente (ver quadro 1). As diferenças estratégicas mais interessantes surgem frente aos desertores. A estratégia CA disciplina-os infringindo custos diretos, enquanto as duas estratégias clássicas da reciprocidade suspendem a transferência de benefícios. A aplicação de uma ou de outra depende de qual ação é considerada eficiente para discipliná-los (ROSAS, 2008). Às vezes, suspender benefícios não é suficiente e aquele que quer disciplinar deve assumir os custos de um castigo direto. Devo acrescentar agora que o castigo direto é uma forma de suspender benefícios, uma vez que em uma concepção contratual das normas sociais que prescrevem o respeito à propriedade e à integridade pessoal, essas normas originam-se de um acordo coletivo com compromisso de cumprimento recíproco. Subtrair a propriedade de outro ou infligir dano físico é equivalente a suspender os benefícios desse acordo. Mas dada a terminologia em uso, é conveniente evitar confusões considerando o castigo direto e a suspensão de benefícios como formas alternativas de disciplinar os desertores.

9 Governo normativo e altruísmo

A regra de reciprocidade: “Coopera com os cooperadores, disciplina os desertores” é uma norma social somente se aqueles que disciplinam segundo ela não estão tentando, em primeiro lugar, garantir benefícios pessoais futuros. A ação disciplinadora é exercida em função de uma norma somente se os seus benefícios fluem consistentemente para qualquer um que participe da convenção normativa. Isto pode, naturalmente, incluir aqueles que disciplinam, mas os demais não podem aparecer como beneficiários acidentais. Para mostrar que os demais não são beneficiários acidentais, os experimentadores

Mecanismos	Norma	Coopera com cooperadores e disciplina os desertores
	Critérios de atribuição	Intencionais

Crenças	Sobre interação	Diádica com o mesmo		Diádica com diferente	
	Sobre reputação	BOA	MÁ	BOA	MÁ
	Sobre estratégia eficiente	AR	AR/CA	RI	RI/CA

Ação apropriada	COOP	S/D	COOP	S/D
-----------------	------	-----	------	-----

Quadro 1: A arquitetura cognitiva básica subjacente às estratégias cooperativas estudadas. Uma regra geral de cooperação e um mecanismo compartilhado para estabelecer as reputações dos jogadores (linhas superiores) são alimentadas com crenças sobre os tipos de interação, as reputações e as estratégias (linhas centrais), para gerar decisões sobre a ação cooperativa ou disciplinadora apropriada (linha inferior). S = suspender benefícios; D = castigo direto; COOP = cooperar. AR = reciprocidade direta; RI = reciprocidade indireta; CA = castigo altruísta

projetam situações em que os benefícios do castigo fluem somente para os outros, uma vez que só assim é possível demonstrar que não são beneficiários acidentais.

Os experimentos econômicos utilizam modelos nos quais não é possível recorrer a benefícios egoístas como explicação para a conduta cooperativa, especialmente jogos de uma única jogada (*one-shot games*). Os participantes não podem adquirir reputações nem desenvolver relações de reciprocidade, uma vez que se fizessem isso não seria possível excluir com certeza que a expectativa de benefícios futuros tenha desempenhado um papel na decisão de cooperar ou de castigar. Por exemplo, em experimentos de castigos de terceiras partes, indivíduos que observam um jogo entre outros dois indivíduos devem decidir se castigam ou não aqueles que violarem normas de distribuição equitativa, sendo que o castigo é custoso e não traz benefícios futuros para quem castiga (FEHR; FISCHBACHER, 2004b). Em experimentos com jogos repetidos de bens públicos joga-se com grupos de jogadores que mudam aleatoriamente de jogada para jogada para evitar que surjam relações de reciprocidade (FEHR; GÄCHTER, 2000, 2002). Os resultados desses experimentos mostram que os jogadores cooperam e castigam mesmo quando é evidente que não recebem benefícios das suas ações, e eles sabem disso (FEHR; FISCHBACHER, 2003). A regra: “coopera com os cooperadores, castiga os desertores” é, segundo o critério dado acima, uma *norma* social. Mas mesmo que os economistas experimentais reconheçam que é uma norma de *reciprocidade*, hesitam em usar esse rótulo (FALK; FISCHBACHER, 2006, p. 294, nota de rodapé). Preferem referir-se a este comportamento como castigo altruísta ou reciprocidade forte (FEHR; GÄCHTER, 2002; GINTIS et al., 2003; FEHR; FISCHBACHER, 2003). Para eles, a reciprocidade no sentido de Trivers (1971) é egoísta: um altruísta recíproco iria desertar em uma interação de uma única jogada (FEHR et al., 2002).

Nesse ponto, eles entenderam mal o que foi dito por Trivers. É conceitualmente

incorreto afirmar que o altruísta recíproco iria desertar em uma interação de uma única jogada, dado que se falamos de AR como a estratégia formal da TJE, não é possível jogar AR em um jogo de uma única jogada. O AR foi definido para jogos repetidos com uma probabilidade alta de interação futura (AXELROD, 1984). Contudo, se passamos do plano formal-comportamental para o plano dos mecanismos próximos, podemos apresentar uma tese paralela: que o mecanismo psicológico que produz uma regra condicionalmente cooperativa em jogos repetidos com o mesmo jogador é egoísta e, portanto, produz deserção em um jogo de uma única jogada. Essa tese está livre da confusão conceitual anterior, mas sua plausibilidade empírica deve ser examinada. A questão é saber se o mecanismo que plausivelmente subjaz ao padrão de reciprocidade com trocas diferidas e repetidas está atento apenas ao seu próprio benefício.

O AR, como conceito da teoria evolucionista do comportamento social, não implica nada referente aos mecanismos próximos. Sem dúvida, implica que o comportamento é biologicamente egoísta, i.e., selecionado por sua vantagem para os portadores individuais; mas não implica, e Trivers certamente não afirmou isso, que o mecanismo próximo subjacente é uma *motivação* egoísta (ver quadro 2). Além disso, os economistas experimentais não queriam dizer que em toda interação *repetida* em que se observa cooperação o único motivo para cooperar é a atenção ao benefício próprio, já que eles sustentam que os “usuários de normas” — que estão dispostos a cooperar e a castigar os aproveitadores (*free-riders*) (OSTROM, 2000; FISCHBACHER; GÄCHTER, 2006) —, formam o grupo mais numeroso dos que participam nesses experimentos. Seria exótico sustentar que eles trocam automaticamente de uma motivação normativa para uma egoísta quando se envolvem em interações repetidas. A ideia, na verdade, é que as interações repetidas não são apropriadas para eliminar experimentalmente as ambiguidades das motivações subjacentes. A motivação altruísta contida no governo normativo somente se expressa de maneira inequívoca, para o experimentador, em jogos de uma única jogada. Mas isso não quer dizer que não possa estar presente como *norma* de reciprocidade governando a conduta em interações repetidas.

A pesquisa futura deverá explorar as motivações subjacentes à cooperação em interações repetidas, mantendo aberta a possibilidade de que envolvam uma norma de reciprocidade e não um mero cálculo egoísta. A norma de reciprocidade contém, sem dúvida, um interesse parcial em benefícios para *Ego* (PRICE et al., 2002); mas proíbe, especificamente, os benefícios obtidos à expensa de outros e prescreve o castigo para aqueles que tentem obtê-los. Esse equilíbrio entre *Ego* e *Alter* é próprio das normas de equidade. Seria possível projetar experimentos para confirmar a operação de uma norma de reciprocidade em dilemas de prisioneiros repetidos entre dois jogadores? Não há razão para se pensar que isso seja impossível, apesar de que os experimentadores precisariam exercitar sua inventiva pelas razões expostas acima. Tenho certeza que há uma linha de pensamento promissora presente na teoria evolucionista pelo menos desde Trivers (1971), a saber, que os egoístas não estão bem dotados para praticar o

É importante notar a diferença entre (1) e (2):

- (1) A obtenção de benefícios futuros como efeitos de AR em situações de tipo *S* é uma condição necessária para a seleção natural de AR.
- (2) A expectativa de benefícios futuros é uma condição necessária para que um indivíduo escolha comportar-se de acordo com a regra do AR em *S*.

A teoria de Trivers sobre a evolução do AR em humanos apenas afirma a verdade de (1), não a verdade de (2). De fato, os altruístas recíprocos, segundo Trivers, exigem um genuíno altruísmo psicológico de seus oponentes: “indivíduos que executam atos altruístas como resultado de uma disposição calculista, em vez de uma generosidade de coração” (TRIVERS, 1971, p. 51), são “trapaceiros sutis” e não altruístas recíprocos; e usualmente são rejeitados pelos altruístas como parceiros em uma interação. Como consequência, para que o AR seja evolutivamente bem-sucedido como estratégia, deve cumprir com a condição de expressar um altruísmo psicológico genuíno (NESSE, 2007; ROSAS, 2007).

Quadro 2: O altruísmo recíproco (AR) não é impulsionado por motivos egoístas.

altruísmo recíproco: são sovinas. Com sua insistência em um equilíbrio perfeito nas trocas, estragam não só as amizades (SILK, 2003), mas também as sociedades de interesses comuns (KOLLOCK, 1993; DE VOS, 2001); e, geralmente, estão atentos às possibilidades de trapacear com sutileza (TRIVERS, 1971), errando com frequência em seus cálculos e arruinando sua reputação (FRANK, 1988). Portanto, uma possibilidade é examinar duplas de indivíduos que jogam dilemas de prisioneiros repetidos e indagar se usam “sistemas de contabilidade relaxados ou flexíveis” (KOLLOCK, 1993), em vez de sistemas rígidos segundo o estilo de TFT. Os sistemas flexíveis têm sentido somente quando há confiança entre os participantes; e a geração de confiança descansa, muito plausivelmente, na emissão de sinais confiáveis de um genuíno caráter e motivação altruísta (TRIVERS, 1971). Os defensores da reciprocidade forte têm feito, em geral, uma péssima propaganda do altruísmo recíproco. Por isso, não deixaria de ser uma ironia que Trivers voltasse a merecer a atenção dos pesquisadores da área, como uma fonte inexplorada do papel da motivação altruísta na evolução da cooperação humana. De qualquer modo, existe evidência de que as motivações normativas são o suporte mais próximo de todas as estratégias exitosas para a cooperação humana. Essa é uma constante do projeto da explicação evolucionista da moral, de Darwin até os desenvolvimentos mais recentes. Significa que a cooperação humana se separa de outras formas de cooperação entre organismos graças a mecanismos psicológico-normativos e que eles devem ser o objetivo principal da explicação evolucionista.⁶

⁶ Posteriormente a este capítulo, o autor desenvolveu alguns pontos relevantes para a teoria evolucionista da cooperação nas seguintes publicações: Rosas, 2012a, 2012b.

Agradecimentos

Agradeço o apoio da *Universidade Nacional da Colômbia* e do *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research*.

Referências bibliográficas

ALEXANDER, R. D. *The biology of moral systems*. Hawthorne: A. de Gruyter, 1987.

AXELROD, R. M. *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books, 1984.

AXELROD, R.; HAMILTON, W. D. The evolution of cooperation. *Science*, v. 211, n. 4489, p. 1390-1396, Mar. 1981.

BLOUNT, S. When social outcomes aren't fair: the effect of causal attributions on preferences. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, v. 63, n. 2, p. 131-144, 1995.

BOERLIJST, M. C.; NOWAK, M. A.; SIGMUND, K. The logic of contrition. *Journal of Theoretical Biology*, v. 185, n. 3, p. 281-293, Apr. 1997.

BOYD, R. et al. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 100, n. 6, p. 3531-3535, Mar. 2003.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology*, v. 13, n. 3, p. 171-195, May 1992.

BOYD, R.; RICHERSON, P. J. The evolution of reciprocity in sizable groups. *Journal of Theoretical Biology*, v. 132, n. 3, p. 337-356, Jun. 1988.

BROSNAN, S. F.; WAAL, F. B. M. de. A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, v. 13, n. 1, p. 129-152, 2002.

BURNHAM, T. C.; JOHNSON, D. D. P. The biological and evolutionary logic of human cooperation. *Analyse & Kritik*, v. 27, p. 113-135, 2005.

CLEMENTS, K. C.; STEPHENS, D. W. Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the prisoner's dilemma. *Animal Behaviour*, v. 50, n. 2, p. 527-535, Aug. 1995.

CLUTTON-BROCK, T. H.; PARKER, G. A. Punishment in animal societies. *Nature*, v. 373, n. 6511, p. 209-216, Jan. 1995.

CONNOR, R. C. Altruism among non-relatives: alternatives to the Prisoner's Dilemma. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 2, p. 84-86, Feb. 1995.

- CONNOR, R. C. Pseudo-reciprocity: investing in mutualism. *Animal Behaviour*, v. 34, n. 5, p. 1562-1566, Oct. 1986.
- DARWIN, C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. New York: New York University Press, 1989.
- DAWES, R. Social Dilemmas. *Annual Review of Psychology*, v.31, p.169-193, 1980.
- DE WAAL, F. B. M.. Attitudinal Reciprocity in Food Sharing among Brown Capuchin Monkeys. *Animal Behaviour*, v. 60, p. 253–361, 2000.
- DE VOS, H.; SMANIOTTO, R.; ELSAS, D. A. Reciprocal altruism under conditions of partner selection. *Rationality and Society*, v. 13, n. 2, p. 139-183, 2001.
- DUGATKIN, L. A. Animal cooperation among unrelated individuals. *Naturwissenschaften*, v. 89, n. 12, p. 533-541, Dec. 2002.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. The evolution of cooperation in mobile organisms. *Animal Behaviour*, v. 45, n. 4, p. 747-757, Apr. 1993.
- FALK, A.; FEHR, E.; FISCHBACHER, U. On the nature of fair behavior. *Economic Inquiry*, v. 41, n. 1, p. 20-26, 2003.
- FALK, A.; FISCHBACHER, U. A theory of reciprocity. *Games and Economic Behavior*, v. 54, n. 2, p. 293-315, Feb. 2006.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. Social norms and human cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, v. 8, n. 4, p. 185-190, Apr. 2004a.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. The nature of human altruism. *Nature*, v. 425, p. 785-791, Oct. 2003.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U. Third party sanctions and social norms. *Evolution and Human Behavior*, v. 25, n. 2, p. 63-87, Mar. 2004b.
- FEHR, E.; FISCHBACHER, U.; GÄCHTER S. Strong reciprocity, human cooperation and the enforcement of social norms. *Human Nature*, v. 13, n. 1, p. 1-25, Mar. 2002.
- FEHR, E.; GÄCHTER, S. Cooperation and punishment in public goods experiments. *American Economic Review*, v. 90, n. 4, p. 980-994, 2000.
- FEHR, E; GÄCHTER, S. Altruistic punishment in humans. *Nature*, v. 415, p. 137-140, Jan. 2002.
- FISCHBACHER, U.; GÄCHTER, S. *Heterogeneous social preferences and the dynamics of free riding in public good experiments*. CeDEX Discussion Paper No. 2008-07. Disponível em: <<http://www.nottingham.ac.uk/economics/cedex/papers/2008-07.pdf>>. Acesso em: 03 mai. 2010.

- FISCHBACHER, U.; GÄCHTER, S.; FEHR E. Are people conditionally cooperative? Evidence from a public goods experiment. *Economic Letters*, v. 71, n. 3, p. 397-404, Jun. 2001.
- FISCHER, E. A. Simultaneous hermaphroditism, tit-for-tat, and the evolutionary stability of social systems. *Ethology and Sociobiology*, v. 9, n. 2-4, p. 119-136., Jul. 1988.
- FRANK, R. H. *Passions within reason: the strategic role of the emotions*. New York: Norton, 1988.
- GIBBARD, A. Norms, discussion, and ritual: evolutionary puzzles. *Ethics*, v. 100, n. 4, p. 787-802, Jul. 1990.
- GINTIS, H. et al. Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior*, v. 24, n. 3, p. 153-172, May 2003.
- GINTIS, H. Strong reciprocity and human sociality. *Journal of Theoretical Biology*, v. 206, n. 2, p. 169-179, Sept. 2000.
- GOULDNER, A. W. The norm of reciprocity: a preliminary statement. *American Sociological Review*, v. 25, n. 2, p. 161-178, Apr. 1960.
- HAMMERSTEIN, P. Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: HAMMERSTEIN, P. (Ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003. p. 83-93.
- HART, B. L.; HART, L. A. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, v. 44, n. 6, p. 1073-1083, Dec. 1992.
- HAUSER, M. D. Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, v. 89, n. 24, p. 12137-12139, Dec. 1992.
- HAWKES, K. Why hunter-gatherers work: an ancient version of the problem of public goods. *Current Anthropology*, v. 34, n. 4, p. 341-361, 1993.
- HENRICH, J. et al. Costly punishment across human societies. *Science*, v. 312, n. 5781, p. 1767-1770, Jun. 2006.
- JONES, N. G. B. Tolerated theft: suggestions about the ecology and evolution of sharing, hoarding, and scrounging. *Social Science Information*, v. 26, n. 1, p. 31-54, 1987.
- KOLLOCK, P. An eye for an eye leaves everyone blind: cooperation and accounting systems. *American Sociological Review*, v. 58, n. 6, p. 768-786, Dec. 1993.
- MAYNARD SMITH, J. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

- MILINSKI, M. et al. Cooperation through indirect reciprocity: image scoring or standing strategy? *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, v. 268, n. 1484, p. 2495-2501, Dec. 2001.
- MILINSKI, M.; SEMMANN, D.; KRAMBECK, H-J. Reputation helps solve the 'tragedy of the commons'. *Nature*, v. 415, p. 424-426, Jan. 2002.
- NESSE, R. M. Runaway social selection for displays of partner value and altruism. *Biological Theory*, v. 2, n. 2, p. 143-155, 2007.
- NOË, R. A veto game played by baboons: a challenge to the use of the Prisoner's Dilemma as a paradigm for reciprocity and cooperation. *Animal Behaviour*, v. 39, n. 1, p. 78-90, Jan. 1990.
- NOWAK, M. A.; SIGMUND, K. The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 194, n. 4, p. 561-574, Oct. 1998.
- OHTSUKI, H.; IWASA, Y. How should we define goodness? Reputation dynamics in indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 231, n. 1, p. 107-120, Nov. 2004.
- OSTROM, E. Collective action and the evolution of social norms. *Journal of Economic Perspectives*, v. 14, n. 3, p. 137-158, 2000.
- PANCHANATHAN, K.; BOYD, R. Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem. *Nature*, v. 432, n. 7016, p. 499-502, Nov. 2004.
- PANCHANATHAN, K; BOYD, R. A tale of two defectors: the importance of standing for evolution of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, v. 224, n. 1, p. 115-126, Sept. 2003.
- PRICE, M. E.; COSMIDES, L.; TOOBY, J. Punitive sentiment as an anti-free rider psychological device. *Evolution and Human Behavior*, v. 23, n. 3, p. 203-231, May 2002.
- RICHARDS, R. J. *Darwin and the emergence of evolutionary theories of mind and behavior*. Chicago: University of Chicago Press, 1987.
- ROCKENBACH, B.; MILINSKI, M. The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment. *Nature*, v. 444, n. 7120, p. 718-723, Dec. 2006.
- ROSAS, A. Beyond the sociobiological dilemma: social emotions and the evolution of morality. *ZYGON: Journal of Religion & Science*, v. 42, n. 3, p. 685-699, Aug. 2007.
- ROSAS, A. The return of reciprocity: a psychological approach to the evolution of cooperation. *Biology and Philosophy*, v. 23, n. 4, p. 555-566, Sept. 2008.
- ROSAS, A. Disentangling social preferences from group selection. *Biological Theory*, v. 6, n. 2, p. 169-175, 2012a.

ROSAS, A. Towards a unified theory of reciprocity. Comment to Guala, F. (2012) Reciprocity: Weak or Strong? What Punishment Experiments Do (and Do Not) Demonstrate. *Behavioural and Brain Sciences*, v. 35, n.1, p. 36-37, 2012b.

SIGMUND, K. Punish or perish? Retaliation and collaboration among humans. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, n. 11, p. 593-600, Nov. 2007.

SILK, J. B. Cooperation without counting: the puzzle of friendship. In: HAMMERS-TEIN, P. (Ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge: MIT Press, 2003.

SOBER E.; WILSON, D. S. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1998.

SRIPADA, C. S. Punishment and the strategic structure of moral systems. *Biology and Philosophy*, v. 20, n. 4, p. 767-789, Sept. 2005.

SRIPADA, C. S.; STICH, S. A framework for the psychology of norms. In: CARRUTHERS P.; LAURENCE S.; STICH, S. (Ed.). *The innate mind*. New York: Oxford University Press, 2006. p. 280-301.

STEVENS, J. R. The selfish nature of generosity: harassment and food sharing in primates. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, v. 271, n. 1538, p. 451-456, Mar. 2004.

STEVENS, J. R.; CUSHMAN, F. A.; HAUSER, M. D. Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 36, p. 499-518, Dec. 2005.

STEVENS, J. R.; HAUSER, M. D. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, v. 8, n. 2, p. 60-65, Feb. 2004.

SUGDEN, R. *The economics of rights, cooperation and welfare*. Oxford: WileyBlackwell, 1986.

TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, v. 46, n. 1, p. 35-57, Mar. 1971.

WAAL, F. B. M. de. Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, v. 60, n. 2, p. 253-261, Aug. 2000.

YAMAGISHI, T. et al. You can judge a book by its cover: evidence that cheaters may look different from cooperators. *Evolution and Human Behavior*, v. 24, n. 4, p. 290-301, Jul. 2003.