

Máida Ariane de Mélo

**A DISTINÇÃO ENTRE A ECOLOGIA DE POPULAÇÕES E A  
ECOLOGIA EVOLUTIVA COM BASE NA DICOTOMIA  
PRÓXIMO-REMOTO**

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação de Filosofia da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Doutora em Filosofia.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Caponi.

Florianópolis  
2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Mélo, Máida Ariane de

A distinção entre a Ecologia de Populações e a Ecologia Evolutiva com base na dicotomia próximo remoto. / Máida Ariane de Mélo ; orientador, Gustavo Caponi, 2019.  
161 p.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Filosofia e Ciências Humanas, Programa de Pós-Graduação em Filosofia, Florianópolis, 2019.

Inclui referências.

1. Filosofia. 2. Filosofia da Biologia. 3. Ecologia de Populações. 4. Ecologia Evolutiva. I. Caponi, Gustavo. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Filosofia. III. Título.

Máida Ariane de Mélo

**A DISTINÇÃO ENTRE A ECOLOGIA DE POPULAÇÕES E A  
ECOLOGIA EVOLUTIVA COM BASE NA DICOTOMIA  
PRÓXIMO-REMOTO**

Esta Tese foi julgada adequada para obtenção do Título de “Doutora”, e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Filosofia.

Florianópolis, 28 de fevereiro de 2019.

---

Prof. Roberto Wu, Dr.  
Coordenador do Curso

**Banca Examinadora:**

---

Prof. Gustavo Caponi, Dr.  
Orientador  
Universidade Santa Catarina

---

Prof. Santiago Ginnobili, Dr.  
Universidad de Buenos Aires

---

Prof. Sávio Farias, Dr.  
Universidade Federal da Paraíba

---

Prof<sup>a</sup>. Andrea Marrero, Dr<sup>a</sup>.  
Universidade Federal de Santa Catarina

---

Prof. Jerzy Brzozowski, Dr.  
Universidade Federal de Santa Catarina

Dedico esta tese aos meus estimados pais Vera e Antônio, e ao meu querido companheiro de vida e jornada, Ariel.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que contribuíram direta ou indiretamente na elaboração desta tese, a começar pelo meu orientador, professor Gustavo Caponi. Muito obrigada pela frase “sua tese já existe, certamente, na biblioteca de Babel: ela é ainda um monte de livros que são muito semelhantes a ela. Alguns piores e outros melhores!”. Que as linhas e entrelinhas que seguem, reflitam, ao menos em parte, todo o seu comprometimento e profissionalismo, sua disposição para esclarecer minhas dúvidas, me auxiliando sempre que necessário. Você é um excelente professor e pesquisador, e desenvolver uma tese sob a sua orientação, me proporcionou muita satisfação.

Ao professor Marco Antonio Franciotti, por ter dito para mim que o importante na filosofia “não é o ponto de chegada, mas a caminhada”; que na filosofia, o “importante é fazer as perguntas certas, e você, Máida, faz as perguntas certas... já pode caminhar pelo ‘Jardim de veredas que se bifurcam’”, numa alusão ao conto de Jorge Luis Borges. Sendo bióloga e tendo um grande apreço tanto por Borges quanto pela literatura, eu não poderia ter ouvido nada melhor no meu primeiro semestre da pós-graduação em Filosofia!

Aos demais professores do PPG em Filosofia: Alexandre Meyer Luz, que na época do meu egresso era coordenador do programa, e sempre foi muito solícito e paciente aos esclarecer as minhas dúvidas. Ao professor Nazareno Eduardo de Almeida, a quem eu pude perguntar “Por que Aristóteles foi esquecido da biologia” [?!]. À professora Maria de Lourdes Borges, pelos seus ensinamentos sobre Kant; e ao professor Werner Euler, que me apresentou à “Filosofia da Natureza”, de Hegel.

Ao professor Jerzy Brzozowski (UFFS/RS), que através das suas excelentes aulas, me mostrou um campo de estudos, até então – 2011 – desconhecido para mim: a Filosofia da Biologia. Posteriormente, me incentivou para que fizesse a seleção no doutorado em Filosofia, me ofereceu ajuda e apoio, e me repassou o e-mail do professor Gustavo. Muito obrigada!

Ao professor Gerson Egas Severo (UFFS/RS), outro grande incentivador para que eu continuasse minha trajetória no ambiente acadêmico, uma pessoa que admiro muito. Ao professor Paulo Bittencourt (UFFS/RS), que sempre acreditou que eu conseguiria passar no processo de seleção, apesar de todas as minhas apreensões. Ao professor Márcio Soares (UFFS/RS) que permitiu a minha frequência em suas aulas, para tentar compreender o “Sofista”, obra que cairia na prova

escrita e sobre a qual escolhi responder como a questão de maior valor de pontuação. Deu certo!

Ao professor Fernando Antonio dos Santos Fernandez (UFRJ/RJ) por suas atitudes, seus gestos, suas palavras, sua sensibilidade peculiar, que me fizeram acreditar novamente na bondade das pessoas, e principalmente, querer voltar ao universo acadêmico. Você é um divulgador da ciência admirável, que tem me servido de inspiração e exemplo. Gratidão, ontem, hoje e sempre!

Ao ex-colega de graduação, Lindomar Lerin, pela ajuda com questões de logística, pelas indicações de bons lugares para morar, pois tão novo quanto era um doutorado em Filosofia, para mim também era Florianópolis. Obrigada por toda ajuda, por ouvir muitas das minhas aflições e por me dar bons conselhos! E olha que isso já vem de longa data, quando nem imaginávamos que seguiríamos caminhos diferentes dos da Biologia.

Aos colegas de trabalho da Escola Érico Veríssimo, que sempre me incentivaram e por algumas vezes, fizeram ajustes em seus horários para que eu pudesse cursar o doutorado, em especial, Ana Kenia Wieczoreck, Aline Fiabani, Tânia Cervi e Elsa Simon. À então coordenadora de educação da 15ª CRE Erechim/RS, Clarisse Solange Maronesi, que me concedeu, sem pestanejar, uma licença num período crucial, algo que, por mais que seja um direito, nem sempre é fácil de obter.

A minha mãe, Vera, e ao meu pai, Antonio, que sempre me incentivaram a estudar e fizeram muitos sacrifícios para que eu pudesse frequentar as melhores escolas e também um curso de Espanhol, ainda na adolescência. Obrigada por me oferecerem ajuda e apoio em todos os momentos. Gratidão por me ensinarem a valorizar o conhecimento!

A todos os meus familiares, especialmente à minha avó Dorvalina, por todo o seu zelo e orações, e à minha sogra Maria, sempre preocupada, mas confiante de que no fim, tudo daria certo.

Ao meu amor, marido, companheiro e amigo, Ariel, por toda a compreensão, incentivo e consolo que me ofereceu durante esses quatro longos anos de doutorado. Nunca mais vou esquecer as frases dos últimos meses: “E a tese? Quanto você fez da tese, hoje? Me mostra, eu quero ler!” E você as repetia, no mínimo, duas vezes por dia. Isso foi crucial para alguém como eu, um pouco indisciplinada. Eu não teria conseguido sem você!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“Como todos los hombres de la Biblioteca, he viajado en mi juventud; he peregrinado en busca de un libro, acaso del catálogo de catálogos [...]”.  
(BORGES, 1944).

## RESUMO

A Biologia é uma ciência bastante complexa, que envolve várias áreas do conhecimento e, de acordo com Ernst Mayr, para melhor entendê-la, os biólogos precisam compreender as questões das quais se ocupam em suas investigações. Nesse sentido, é fundamental reconhecer que a biologia pode ser dividida em dois campos de estudo distintos, porém complementares: a biologia funcional, que procura responder indagações do tipo “como?”, estudando os organismos, seus órgãos, sua fisiologia, todas estas, causas próximas, com o objetivo de entender a sua constituição e funcionamento, fazendo experimentos que se aproximam dos realizados na Física e na Química. O outro domínio de investigação é a biologia evolutiva, onde tem lugar as indagações do tipo “por quê?”, com o objetivo de esclarecer as mudanças que os organismos sofrem através do tempo, se ocupando de causas remotas, com as quais nem sempre é possível efetuar experimentos. Este estudo pretende mostrar que essa distinção, consagrada por Mayr em 1961, entre uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas, apesar das críticas de que tem sido alvo nos últimos anos, continua válida e é um recurso conceitual insubstituível para a entender a especificidade da Biologia, se estendendo também à Ecologia. Os objetivos específicos são: mostrar que, ao ingressar no campo da ecologia evolutiva, já está sendo abordando o campo da biologia evolutiva, enquanto que ao tratar da ecologia de populações, o que se pretende é responder questões ligadas à autoecologia e à fisiologia dos organismos, fato que nem sempre fica claro, inclusive nos livros texto de Ecologia. Por esta razão, é importante diferenciar os experimentos feitos no campo da ecologia evolutiva dos realizados no campo da ecologia de populações, além de distinguir as explicações biológicas baseadas em causas próximas das explicações biológicas baseadas em causas remotas, mostrando a diferença existente entre o modo ecológico e o modo evolutivo de considerar as populações. Nessa perspectiva, é fundamental compreender as populações como linhagens, suscetíveis a diferentes pressões seletivas, que se configuram não só de acordo com os invariantes ecológicos e evolutivos aí envolvidos, mas também, em conformidade com o que a própria linhagem gera e aceita, à medida em que evolui. Este entendimento, além de possibilitar respostas satisfatórias às objeções que a dicotomia tem suscitado, também evidencia a estreita relação que existe entre essas duas ordens causais. Qualquer fenômeno biológico só será completamente entendido se indagarmos por suas causas próximas e remotas, questões complementares e não concorrentes, e que, em última instância,



asseguram a autonomia da biologia, dando legitimidade também, à Filosofia da Biologia, pois não há nada na Física que corresponda às causas remotas. Por isso, a distinção entre uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas, deve ser mantida e preservada.

**Palavras-chave:** Causas próximas. Causas remotas. Ecologia de populações. Ecologia evolutiva. Experimentos.

## ABSTRACT

Biology is a very complex science that involves several areas of knowledge and, according to Ernst Mayr, to better understand it, biologists need to understand the issues they are engaged in in their investigations. In this sense, it is fundamental to recognize that biology can be divided into two distinct but complementary fields of study: functional biology, which seeks to answer "how?" Questions, studying all of those being proximate causes, the organisms, their organs, their physiology, causes, in order to understand its constitution and functioning, making experiments that are close to those carried out in Physics and Chemistry. The other field of research is evolutionary biology, where "why?" Questions are asked to clarify the changes that organisms undergo over time, dealing with remote causes, which are not always you can perform experiments. This study intends to show that this distinction, established by Mayr in 1961, between a functional biology of proximal causes and an evolutionary biology of remote causes, despite the criticisms it has been subjected to in recent years, remains valid and is an irreplaceable conceptual resource for to understand the specificity of biology, also extending to ecology. Our goal is to show that, when entering the field of evolutionary ecology, we are already approaching the field of evolutionary biology, while in dealing with population ecology, what is intended is to answer questions related to autoecology and the physiology of organisms, a fact that is not always clear, even when we look at the textbooks of Ecology, and we perceive that it is an artificial and even erroneous distinction. For this reason, we will differentiate the experiments made in the field of evolutionary ecology from those carried out in the field of population ecology, in addition to distinguishing the biological explanations based on causes close to the biological explanations based on remote causes, showing the difference between the ecological and the evolutionary way of considering populations. Discerning population variables and physiological variables, without losing sight of the fact that the techniques used to observe a phenomenon are different from those used to manipulate it experimentally, is relevant to better understand the difference between nearby causes and remote causes. In this perspective, it is fundamental to understand populations as lineages, susceptible to different selective pressures, which are configured not only according to the ecological and evolutionary invariants involved, but also, according to what the lineage itself generates and accepts, as measured in which it evolves. This understanding is crucial, not only to respond satisfactorily to objections to the dichotomy, but also to evidence

the close relationship that exists between these two causal orders. Any biological phenomenon will only be completely understood if we inquire for its proximal and remote causes, complementary and non-competing questions, and that, in the last instance, assure the autonomy of biology, giving legitimacy also to the Philosophy of Biology, since there is nothing in Physics corresponding to remote causes. Hence, the distinction between a functional biology of near causes and an evolutionary biology of remote causes must be maintained and preserved.

**Keywords:** Proximate cause. Ultimate cause. Populations ecology. Evolutionary ecology. Experiments.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>13</b>
<b>2 BIOLOGIA FUNCIONAL .....</b>	<b>20</b>
<b>3 BIOLOGIA EVOLUTIVA .....</b>	<b>23</b>
3.1 O LEGADO DE CHARLES ROBERT DARWIN.....	24
<b>3.1.1 A teoria da seleção natural.....</b>	<b>26</b>
<b>4 A DISTINÇÃO ENTRE CAUSAS PRÓXIMAS E CAUSAS REMOTAS.....</b>	<b>37</b>
4.1 ORIGEM DA TERMINOLOGIA PRÓXIMO-REMOTO .....	40
4.2 ERNST MAYR COMO UM MARCO .....	45
<b>5 ENTÃO, ONDE SITUAR A ECOLOGIA?.....</b>	<b>48</b>
5.1 ECOLOGIA DE POPULAÇÕES .....	61
<b>5.1.1 Genética de populações.....</b>	<b>67</b>
5.2 ECOLOGIA EVOLUTIVA .....	73
<b>6 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA .....</b>	<b>76</b>
6.1 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA DE POPULAÇÕES .....	85
6.2 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA EVOLUTIVA .....	93
<b>7 CRÍTICAS À DICOTOMIA PRÓXIMO-REMOTO .....</b>	<b>102</b>
<b>8 AJUSTANDO A DISTINÇÃO PRÓXIMO-REMOTO .....</b>	<b>112</b>
8.1 PENSAR EM POPULAÇÕES COMO LINHAGENS .....	113
8.2 PRESSÕES SELETIVAS .....	116
<b>8.2.1 Diferenciando invariantes seletivos de invariantes ecológicos .....</b>	<b>118</b>
8.3 RESPONDENDO ÀS CRÍTICAS.....	124
<b>9 A AUTONOMIA DA BIOLOGIA .....</b>	<b>135</b>
<b>10 “UM RECURSO CONCEITUAL VÁLIDO E INSUBSTITUÍVEL” .....</b>	<b>147</b>
<b>11 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>152</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>154</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A biologia é uma ciência bastante complexa, que envolve várias áreas do conhecimento, todas elas tratando, a seu modo e com seus métodos, questões a respeito da vida e do ser vivo, sendo este último, o responsável por fazer da biologia uma “ciência única”, como bem descreve Ernst Mayr (2005). Historicamente, o termo “biologia” foi cunhado em meados de 1800, de forma independente, por Burdack, Lamarck e Trevirannus, e embora esse campo de estudos tivesse recebido uma designação, tal termo estava longe de garantir a autonomia da biologia enquanto ciência. Isso se deve, em parte, porque ainda até a primeira metade do século XIX, os naturalistas embasavam seus estudos em ideias que remontavam à época de Platão, com o pensamento essencialista (ou tipológico), e Aristóteles, com a teleologia (MAYR, 1998). Além disso, a maneira de explicar os fenômenos naturais estava estreitamente vinculada a uma interpretação de mundo mecanicista, regida por leis, em conformidade com o pensamento de Newton e Descartes, por exemplo (MAYR, 1998). Todas as pesquisas realizadas na biologia desse período estavam ligadas à medicina, ou seja, à fisiologia dos organismos ou então, à história natural, esta, desprovida de reconhecimento e tida como uma atividade para amadores ou clérigos, que buscavam na natureza sinais da obra divina e da perfeição da sua criação (MAYR, 1998).

Nesse contexto, a unificação da biologia, como afirma Mayr (1998, p. 132) teria que esperar, além do surgimento de outras disciplinas, “pelo desenvolvimento da biologia evolutiva”, o que de fato só veio a ocorrer a partir de 1859, com a publicação do livro de Charles Darwin “A origem das espécies”. Tal foi a magnitude da obra de Darwin que, ao publicar o livro, ele gerou uma revolução intelectual que, de acordo com Mayr (2006) ultrapassou os limites da biologia e causou a subversão de algumas das crenças mais fundamentais da época. Ao defender que todas as espécies descendiam de um ancestral comum, Darwin refutou a crença na criação individual de cada espécie, e ao utilizar o conceito da luta pela sobrevivência, Darwin perturbou as noções de então, de um mundo perfeitamente projetado (MAYR, 2006). Ou, nas palavras do filósofo da biologia, Gustavo Caponi (2009, p. 406): “[...] creio não exagerar se digo que toda a história da biologia evolutiva, desde 1859 até nossos dias, não é mais que um conjunto de notas de rodapé das páginas desse resumo que o próprio Darwin definiu como um ‘longo argumento’”.

Esse breve panorama histórico é importante, pois oferece um vislumbre de como o pensamento biológico se desenvolveu, permitindo

afirmar que para compreendê-lo de todo, é preciso antes entender a estrutura conceitual em que ele foi erigido. De imediato, é fundamental reconhecer que toda a biologia pode ser dividida em dois campos: uma biologia “das causas funcionais, outra das causas evolutivas” (MAYR, 1998, p. 23) e certamente, “qualquer fenômeno biológico se explica por esses dois tipos diferentes de causalidade (MAYR, 1998, p. 88). Utilizar essa abordagem é uma demonstração de discernimento, uma vez que essa divisão é muito mais “penetrante do que essas recentes etiquetas de conveniência, como zoologia, botânica, micologia, citologia, ou genética” (MAYR, 1998, p. 87), pois ela possibilita a compreensão de que, aos biólogos funcionais, interessa saber “como? Como funciona algo?”, aproximando-se assim, da física e da química, porque “a técnica principal do biólogo funcional é o experimento”, analisando a “operação e interação de elementos estruturais, desde moléculas até órgãos e indivíduos completos”, todas estas causas próximas, objeto de estudo da fisiologia (MAYR, 1961, p. 1502). Quanto aos biólogos evolutivos, procuram responder a questões do tipo “por quê?”, tentando “encontrar as causas das características existentes nos organismos e em particular as adaptações que os organismos têm sofrido através do tempo” (MAYR, 1961, p. 1502), questionamentos estes que pertencem ao domínio das causas remotas ou evolutivas e são respondidas através do estudo da história natural (MAYR, 1998).

Para Mayr (1998, p. 171) “a história natural é um dos ramos mais férteis e originais da biologia”, embora tenha sido o último a ser profissionalizado, e como apontado algumas linhas acima, por muito tempo considerada uma atividade para amadores, entusiastas e inquiridores da natureza. Contudo, a esses naturalistas, começando por Aristóteles, o “biólogo filósofo” (MAYR, 1998, p. 181) que fundou a história natural, devemos o surgimento de questionamentos e “problemas básicos que eventualmente se tornaram a matéria de estudo da biologia evolutiva, da biogeografia, da ecologia e do comportamento” (MAYR, 1998, p. 171). No que concerne à ecologia, enquanto disciplina da biologia, ela tem uma história recente (ACOT, 1990); embora Ernst Haeckel tenha criado o vocábulo “*oecologia*” em 1866, “como um substituto para o uso arbitrariamente restrito do termo ‘biologia’ e [explicado] ecologia como sendo a ciência da economia, dos hábitos, das relações externas dos organismos entre si [...]” (STAUFFER, 1957, p. 140), a palavra tornou-se de uso corrente para a maioria das pessoas apenas na década de 1970, associada a desastres ambientais (ACOT, 1990).

Afora o período histórico em que a ecologia se originou, assunto controverso para vários autores como Egerton, Limoges e Acot, é inegável que ela “carrega consigo uma vasta gama de outros campos da ciência [...]”, alguns deles englobados ou sobrepostos “à geologia, geografia, climatologia, ciência do solo, biologia evolutiva, genética, estatística e a outros ramos da matemática, da sistemática, do comportamento, da fisiologia, da biologia do desenvolvimento, da biologia molecular e da bioquímica” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 11). De acordo com Roger Dajoz (2005, p. v) a atenção dos ecólogos dirige-se a níveis de organização muito diferentes: “os organismos, as populações e as comunidades, as biocenoses e os ecossistemas, as paisagens e, finalmente, o conjunto da biosfera”. Outro aspecto em que há consenso entre a maioria dos ecólogos, é quanto ao fato de que, para compreender o pensamento ecológico, a biologia evolutiva desempenha um papel essencial, pois estuda os fenômenos ecológicos relacionados à evolução (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009) que, como enfatizava Orians (1962, p. 261) “parece ser a única teoria real da ecologia”. Isso também é válido para Dajoz (2005, p. 210) ao enunciar que “todos os biólogos são unânimes em reconhecer na evolução dos organismos um processo fundamental sem o qual a compreensão do mundo vivo seria impossível”.

Muito além de uma ciência descritiva “baseada em observações de campo sobre que bichos e que plantas estão em cada lugar” (FERNANDEZ, 2010, p. 11), atualmente, a ecologia é “uma ciência rica em conceitos elaborados, teorias complexas, modelos matemáticos detalhados”, que “faz frequente uso de experimentos de laboratório e de campo para testar hipóteses enunciadas com rigor” (FERNANDEZ, 2010, p. 11). Contudo, por englobar tantos domínios do conhecimento, não surpreende que os ecólogos tenham diferentes concepções quanto ao seu ramo de estudo: alguns, por exemplo, “têm uma concepção mais restritiva de sua ciência” limitando-se “ao estudo dos ecossistemas. Consideram o estudo das populações como uma disciplina distinta e excluem a ecologia dos organismos ou a autoecologia, que se identifica com a fisiologia e a biogeografia” (DAJOZ, 2005, p. v).

Diante dos muitos impasses ontológicos, metodológicos e epistemológicos a que os ecólogos estão sujeitos ao desenvolverem seus estudos, a filosofia da ecologia, apesar de ainda ser um dos campos menos desenvolvidos da filosofia da biologia, vem desempenhando um papel muito importante ao possibilitar a elucidação destas questões, uma necessidade corroborada pelo crescente número de publicações de pesquisas filosóficas dedicadas à ecologia nos últimos anos (BRANDO;

EL-HANI, 2016). É importante lembrar, de acordo com Mayr (1998, p. 61) que em grande medida, o progresso nas ciências biológicas deveu-se à reformulação de conceitos já existentes e, um exemplo muito claro disso, é o quanto a biologia foi beneficiada pelo refinamento de conceitos “quase filosóficos ou metodológicos, como causalidade próxima e evolutiva [remota], ou a delimitação clara entre o método comparativo e o método experimental”.

No discurso habitual da ecologia, a distinção entre ecologia de populações, uma ciência de causas próximas e que, portanto, faz parte da biologia funcional, e a ecologia evolutiva, que a rigor é uma ciência de causas remotas e faz parte da biologia evolutiva, pode parecer artificiosa e até errônea. Ao analisar a maioria dos manuais de ensino de ecologia, é fácil perceber que elas são tratadas simultaneamente, constatação esta que não chega a ser surpreendente quando consideramos o fato, já citado no parágrafo anterior, de que a filosofia da ecologia é um dos campos menos desenvolvidos da filosofia da biologia. Portanto, a presente tese tem como objetivo geral, assinalar e estabelecer com clareza a distinção entre ecologia evolutiva e ecologia de populações, porque isso permitirá um melhor entendimento epistemológico da estrutura das ciências biológicas, além de evitar confusões e polêmicas estéreis surgidas de uma incompreensão da distinção entre ambos os campos de estudo ecológicos. Ademais, essa demarcação também é importante para a filosofia da biologia, porque ela permite entender melhor a dicotomia próximo-remoto.

Quanto aos objetivos específicos, primeiramente, distinguiremos as explicações biológicas baseadas em causas próximas das explicações biológicas baseadas em causas remotas, para em seguida, esclarecer a diferença existente entre o modo ecológico e o modo evolutivo de considerar as populações, além de diferenciarmos os experimentos feitos na ecologia evolutiva dos realizados na ecologia de populações. Tudo isso para mostrarmos que, ao ingressar no campo da ecologia evolutiva já está sendo abordado o campo da biologia evolutiva, enquanto que ao tratar da ecologia de populações, o que se pretende é responder questões ligadas à autoecologia e a fisiologia dos organismos.

Para cumprir de maneira satisfatória todos os objetivos aqui propostos, a tese está assim organizada: nas seções intituladas “Biologia funcional” e “Biologia evolutiva” serão descritas as principais características de cada uma das duas biologias, procurando esclarecer os mecanismos explicativos utilizados em cada um dos domínios de investigação: perguntas do tipo “como?” conduzem a experimentos acerca da fisiologia dos seres vivos, aproximando-se por isso, da física e



da química, enquanto as indagações do tipo “por quê?” evidenciam experimentos que na maioria das vezes não podem ser reproduzidos em laboratórios, e por isso se apoiam numa narrativa histórica – a história natural. Com a biologia evolutiva em mente, em seguida será abordado “O legado de Charles Darwin”, que, em virtude de tudo o que já foi dito anteriormente, dispensa uma justificção, com a prerrogativa de que tornar-se-ia redundante. Todavia, é imprescindível discutir “A teoria da seleção natural”, uma vez que ela aparecerá, direta ou indiretamente nas demais seções, e a manutenção da dicotomia próximo-remoto depende de um entendimento diferenciado do papel da seleção natural dentro da biologia funcional e da biologia evolutiva.

“A distinção entre causas próximas e causas remotas”, objetos de investigação da biologia funcional e da biologia evolutiva, respectivamente, terá como referência fundamental a formulação que Ernst Mayr propôs em seu artigo publicado no ano de 1961, “*Cause and effect in biology*”. Mesmo não tendo sido o primeiro a utilizar esses termos, assunto que será desenvolvido em “Origem da terminologia”, a fim de esclarecer seu uso anterior por autores como John Baker e David Lack (CAPONI, 2014a), é Mayr (1961), com sua maneira peculiar de propor essa diferenciação, quem contribuiu fundamentalmente para legitimar a filosofia da biologia como um campo de investigação (BEATTY, 1994), assunto da subseção “Ernst Mayr como um marco”.

Tudo isso conduzirá, inevitavelmente, à pergunta: “Onde situar a ecologia?”. Nesta seção, abordaremos um pouco da história da ecologia, desde a criação do vocábulo até a caracterização das primeiras pesquisas que culminaram na consolidação da ecologia como disciplina acadêmica, sem esquecer de mencionar como ela se configura atualmente. Embora seja sabido por muitos autores, como por exemplo, Begon, Townsend e Harper (2007) que a maioria dos fenômenos estudados pelos ecólogos requer uma explicação tanto por causas próximas como por causas remotas, esta é uma argumentação geralmente ausente nos livros de ecologia, ou melhor dizendo, tratada simultaneamente. Por isso, é importante esclarecer os fenômenos estudados e as metodologias utilizadas na “Ecologia de populações” e na “Ecologia evolutiva”, não esquecendo do considerável papel da “Genética de populações nesse contexto”. Ainda, intitulamos a seção como uma pergunta, pois trata-se de uma questão que tem gerado discussões acaloradas, e respondê-la adequadamente demandaria outra tese. No entanto, não há dúvida de que a autoecologia é parte da biologia funcional, enquanto a ecologia evolutiva é parte da biologia evolutiva.

Uma alternativa para resolver essa questão será oferecida na seção “Ajustando a distinção próximo-remoto”. Por ora, ainda é preciso distinguir a ecologia de populações da ecologia evolutiva. Para Mayr, a primeira constituía um problema, considerando-se a sua caracterização da biologia evolutiva: a ecologia de populações está longe de ser somente observacional, qualitativa e tampouco, de precisar de uma narrativa histórica, uma vez que é experimental, muito matematizada e apresenta o que Eliot Sober (1984) chamou de leis consequenciais. A abordagem do tópico seguinte “Experimentos em ecologia” será fundamental para elucidar a diferença entre esses dois campos da ecologia, começando por analisar o próprio conceito de experimento, do qual Mayr e Jacob tinham uma concepção estreita (CAPONI, 2003), para depois descrevermos os experimentos realizados na ecologia de populações e na ecologia evolutiva.

Toda a argumentação desenvolvida até aqui trará à tona, inevitavelmente, várias “Críticas à dicotomia próximo-remoto” ao longo dos últimos anos, de tal modo que mostrar as objeções de autores como Ariew (2003) e Laland et al. (2011, 2013), permitirá pensar numa alternativa para manter a validade da dicotomia. É preciso ajustá-la em alguns aspectos, sem todavia, relativizá-la, e menos ainda abandoná-la; este será o principal argumento da próxima seção “Ajustando a distinção próximo-remoto”, que enfatizará que para mantê-la, é fundamental compreender as populações biológicas como linhagens, que estão sujeitas a diferentes tipos de pressões seletivas, de acordo com a proposta de Gustavo Caponi (2014b), para o qual essa opção de interpretação está subentendida e advém de uma leitura minuciosa dos escritos do próprio Mayr. Também, ao proceder desse modo, o entendimento do lugar que ocupa a teoria seleção natural na dicotomia será revisitado: ela explica como as relações dos seres vivos com seus ambientes (causalidade próxima) impactam na evolução (causalidade remota) gerando mudanças evolutivas. Esta compreensão faz parte da subseção “Respondendo às críticas...”.

Embora possuam diferentes metodologias, a biologia funcional e a biologia evolutiva são complementares, e qualquer biólogo ocupar-se-á de um desses domínios ao longo de suas investigações. Todavia, não reconhecer essa divisão implica o desconhecimento de que os “processos biológicos têm ao mesmo tempo uma causa próxima e uma causa evolutiva [remota]” (MAYR, 1998, p. 93), um “erro primário” (MAYR, 1998, p. 25), que acaba por tornar alheia toda a complexidade da biologia, daí emergindo a velha questão: “é a biologia uma ciência autônoma?” (MAYR, 1998, p. 25) ou ela simplesmente pode ser reduzida à química

ou à física? Portanto, além de abandonar certos pressupostos equivocados aos quais aludimos no primeiro parágrafo dessa introdução, e considerar “as revoluções” que Darwin propiciou a partir de 1859, é necessário compreendermos que “algumas das mais decisivas diferenças entre ciências físicas e [a] biologia são verdadeiras somente para” o ramo da biologia evolutiva (MAYR, 2005, p. 40). É este conjunto de fatos e acontecimentos que culminaram no estabelecimento da “autonomia da biologia”.

Por fim, é chegado o momento de afirmar, de acordo com a argumentação até aqui desenvolvida, que, tanto a divisão entre biologia funcional e biologia evolutiva, quanto a dicotomia próximo-remoto são “um recurso conceitual válido e insubstituível” (CAPONI, 2013, p. 197), que merecem ser preservados por permitir, como nenhum outro mecanismo explicativo até então, entender não só a especificidade da biologia, como também – e principalmente – da biologia evolutiva, entendendo-se às suas demais ramificações como a ecologia evolutiva.

## 2 BIOLOGIA FUNCIONAL

A biologia é uma ciência bastante complexa, e embora o nome possa sugerir uma ciência unificada, estudos evidenciam que ela contempla duas áreas que diferem enormemente quanto aos métodos e aos conceitos utilizados: a biologia funcional e a biologia evolutiva (MAYR, 1961). Portanto, distinguir esses dois campos de estudo é fundamental para compreender a estrutura conceitual da biologia (MAYR, 1998).

A biologia funcional, de acordo com Ernst Mayr (1961, p. 1502) pretende responder perguntas do tipo “Como?”. Como opera alguma coisa, como ela funciona?”, uma abordagem muito próxima da física e da química, pois a principal técnica empregada pelo biólogo funcional é a experiência (MAYR, 1961, p. 1502). Ele “tenta isolar o componente particular que estuda, e em qualquer estudo ele costuma lidar com um único indivíduo, um único órgão, uma única célula ou uma única parte de uma célula”, de modo a identificar a função do organismo estudado, controlando e repetindo os experimentos quantas vezes forem necessárias (1961, p. 1502). Essa abordagem, embora simplista, permite ao biólogo funcional o alcance de seus objetivos, “ao isolar suficientemente o fenômeno estudado das complexidades do organismo” (1961, p. 1502), como corrobora o êxito das investigações nas áreas de bioquímica e biofísica, por exemplo.

Inevitavelmente, ao estudar os fenômenos do mundo vivo, surge uma indagação legítima: “em que medida a metodologia e a estrutura conceitual das ciências físicas são modelos apropriados para as ciências biológicas?” (MAYR, 1998, p. 51). Tais diferenças perpassam o nível da consciência e da intenção, alcançando “alguns fenômenos e conceitos biológicos, tais como população, espécie, adaptação, digestão, seleção, competição” e outros mais. Isso torna evidente o aspecto de que a física e a biologia diferenciam-se nas suas aplicações filosóficas. Pensar se os fenômenos e conceitos das ciências biológicas encontram equivalentes nas ciências físicas conduziu, além de uma ampla discussão entre cientistas e filósofos, à proclamação da autonomia da biologia, um ponto que será discutido mais detalhadamente na seção nove. É fato que as ciências biológicas “ressentem-se da falta de unidade que caracteriza as ciências físicas” (MAYR, 1998, p. 150) e seria errôneo apontar a biologia como um campo homogêneo, considerando-se a multiplicidade e diversidade dos fenômenos do mundo orgânico.

Como afirma Mayr (1998, p. 150) “a diferença entre pesquisa física e pesquisa biológica não é, como muitas vezes se disse, uma

diferença de metodologia. A experimentação não se restringe às ciências físicas, mas é um método maior na biologia funcional”. Isso é decorrente da própria história da formação do pensamento biológico, quando a biologia foi por muito tempo dividida em dois grandes campos de estudo, sendo a biologia funcional uma ramificação da medicina, mais especificamente da fisiologia dos organismos, ocupando-se das causas próximas, enquanto a biologia evolutiva originou-se dos estudos da história natural, ocupando-se das causas remotas que atuam nas populações (MAYR, 1998). Como veremos mais adiante, isso também explica porque, como afirmou Mayr (1998), os fundamentos filosóficos da biologia funcional são muito mais claros do que os da biologia evolutiva.

Mas, não resta dúvida, é na própria prática experimental onde o reducionismo da biologia funcional se torna mais patente”, pois,

as causas próximas das quais se ocupa o biólogo funcional não são outra coisa que condições físicas e/ou químicas cuja manipulação ou produção experimental nos permite produzir ou variar a intensidade de efeitos que também são observáveis e descritíveis nos fenômenos físico-químicos (CAPONI, 2004, p.129).

Entretanto, precisamos lembrar que “não qualquer intervenção experimental sobre um organismo [será] biologicamente relevante”; quer dizer, “os fenômenos orgânicos nos interessarão, enquanto contribuem, no estado normal, ou conspiram, no estado patológico, a certo resultado que, desde sua exposição, nossa análise privilegia”, que é “a constituição e a preservação do próprio organismo individual (CAPONI, 2004, p. 131). Caponi argumenta que “sem esse interesse, sem essa perspectiva [...] como foco de convergência de todas as séries causais analisadas, não há fisiologia nem biologia funcional em geral” (CAPONI, 2004, p. 131). Seu verdadeiro objetivo cognitivo “é entender o funcionamento e a constituição do organismo, e não mostrar sua (por ninguém discutida) sujeição à legalidade físico-química” (CAPONI, 2014c, p. 137).

Por ora, mais uma ressalva precisa ser feita quanto à biologia funcional: ela “parece, em efeito, supor uma perspectiva sobre os fenômenos orgânicos que não encontra um análogo na física ou na química; e, pelo visto, a mesma pode ser chamada, com toda justiça, de perspectiva funcional” (CAPONI, 2004, p. 132). Um bom exemplo dessa situação vem da biologia molecular, quando um pesquisador depara-se com uma sequência no DNA de uma bactéria e pergunta-se “pelo papel causal, ou função, que a proteína codificada por esse gene tem na

constituição de tais organismos” (CAPONI, 2004, p. 133). Isso passou despercebido por muitos autores, um deles François Jacob, em sua obra “*Logica da vida*”, mas, de acordo com Caponi (2004, p. 133) “esse descuido obedece ao simples feito de que não era o modo de interrogação da biologia funcional que estava em questão”; mas, “o nível ontológico no qual deviam buscar-se, em última instância, as perguntas desse domínio da biologia”. Mas, precisamos reconhecer que “a estratégia reducionista é [...] meio e não fim, desse universo das ciências biológicas (CAPONI, 2014c, p. 137).

### 3 BIOLOGIA EVOLUTIVA

Na biologia evolutiva, pretende-se responder a perguntas do tipo “por quê?”, e ao tentar respondê-las deve-se estar atento para a “ambiguidade do termo ‘por quê?’. Pode significar ‘como?’, mas também pode ter o significado finalista ‘para quê?’” (MAYR, 1961, p. 1502). Para Mayr (1961, p. 1502) “é óbvio que o biólogo evolutivo tem em mente o histórico ‘como?’ quando ele pergunta ‘por quê?’”: “por que certos organismos são muito semelhantes a outros, enquanto outros são profundamente diferentes?”, ou ainda, “por que existem dois sexos na maioria das espécies de organismos? [...] por que as faunas de algumas áreas são ricas em espécies, e outras são pobres?” (MAYR, 1998, p. 93). Claramente, a principal preocupação do biólogo evolutivo é “encontrar as causas das características existentes, e particularmente as adaptações dos organismos”, pois ele “está impressionado com a enorme diversidade do mundo orgânico” e “quer saber as razões para esta diversidade, bem como o caminho pela qual foi alcançada” (MAYR, 1961, p. 1502). Para tanto, estuda as forças que provocam mudanças nas faunas e floras (como documentado em parte pela paleontologia), e estuda as etapas pelas quais se desenvolveram as adaptações milagrosas tão características de cada aspecto do mundo orgânico (MAYR, 1961, p. 1502).

Ou seja, se um ser vivo possui determinadas características, “elas devem ter derivado de um ancestral, ou elas foram adquiridas por gozarem de vantagens seletivas” (MAYR, 1998, p. 93). É necessário lembrar, como faz Ernst Mayr, que “a questão do ‘por quê?’, equivalente a ‘para quê’, não tem sentido no mundo dos objetos inanimados”, é no mundo orgânico que ela possui “um poderoso valor heurístico” (MAYR, 1998, p. 93).

Um outro exemplo pertinente para distinguir a biologia funcional da biologia evolutiva é fornecido pela genética: enquanto o biólogo funcional está interessado na “decodificação da informação programada contida no código de DNA do zigoto fecundado”, para o biólogo evolutivo, interessa a “história desses códigos de informação e [as] leis que controlam as mudanças desses códigos de geração em geração. Em outras palavras, ele está interessado nas causas dessas mudanças”. (MAYR, 1961, p. 1502).

Como afirma Mayr (1998, p. 39) grande parte dos progressos alcançados na biologia evolutiva “foram devidos à introdução de novos conceitos, ou à melhoria dos conceitos existentes”, como por exemplo,

“descendência, seleção e aptidão”, que o autor chama de conceitos-chave (MAYR, 1998, p. 61). Além desses,

conceitos como evolução, descendência comum, especiação geográfica, mecanismos de isolamento, ou seleção natural conduziram a uma reorientação drástica numa área da biologia anteriormente confusa, bem como a uma nova formação teórica e a incontáveis novas investigações (MAYR, 1998, p. 40).

Nesse ponto, antes de prosseguir com a análise das causas próximas na biologia funcional e das causas remotas na biologia evolutiva, é preciso abordar as contribuições de Charles Darwin, pois ele antecipou “muitos dos mais importantes princípios da filosofia da ciência” (MAYR, 1998, p. 44), e “contribuiu com muitos dos conceitos sobre os quais se apoia o paradigma da biologia moderna” (MAYR, 2005, p. 22). Foi com a publicação de *A origem das espécies* que o clima intelectual começou a mudar, “tornando possível o desenvolvimento da biologia evolutiva” (MAYR, 1998, p. 90), como veremos a seguir, e que, desde aquela época “não sofreu uma mudança de paradigma<sup>1</sup>” (PIGLIUCCI, 2009, p. 218).

### 3.1 O LEGADO DE CHARLES ROBERT DARWIN

O livro *A origem das espécies* de Charles Darwin foi publicado em Londres, em 24 de novembro de 1859, e já no dia do lançamento, vendeu as 1250 cópias impressas da primeira edição (DARWIN, 2009a), e despertou, quase imediatamente, muitos comentários<sup>2</sup>, objeções

---

<sup>1</sup> Para Pigliucci (2009, p. 225) “uma mudança de paradigma é entendida na filosofia como uma repensação radical da estrutura conceitual de um campo da ciência, com os exemplos mais frequentemente citados, todos derivados da história da física e da astronomia: a rejeição do sistema ptolomaico a favor do copernicano, ou a substituição da mecânica newtoniana pela relatividade de Einstein. A última transição desse tipo na biologia foi a rejeição do design inteligente no estilo de Paley”.

<sup>2</sup> Sedgwick, por exemplo, um dos mentores de Darwin, não se mostrou nada cordial. Em carta escrita para Darwin em 24 de novembro de 1859, relata que recebeu seu exemplar do livro “com mais dor do que prazer. Partes do livro muito admirei, de algumas ri até doerem minhas costelas; outras partes li com absoluto pesar, porque as entendia como totalmente falsas e deploravelmente danosas. Você abandonou... o verdadeiro método da indução e partiu para um mecanismo tão estranho, acho eu, quanto a locomotiva do Bispo Wilkins, que deveria nos levar à lua. Muitas de suas grandes conclusões são baseadas em hipóteses que não



científicas, filosóficas e teológicas (BROWNE, 2007). Em sua *Autobiografia*, alguns anos mais tarde, Darwin (2009a, p. 276) afirmou: “esse foi, sem dúvida, o principal trabalho de minha vida. E foi o primeiro altamente bem-sucedido”.

Desde o início, o livro foi considerado de ampla contribuição para o cenário intelectual, repleto de dados em apoio às sugestões, com estilo pessoal, sem linguagem especializada, gráficos ou fórmulas matemáticas, não se ajustando ao estereótipo do que hoje se entende por ciência (BROWNE, 2007). A controvérsia em torno da obra também foi singular sob vários aspectos, acentuando seu impacto: a indústria da publicidade e a produção de resenhas literárias para um público diverso eram crescentes na Grã-Bretanha; o clima era próspero, politicamente estável; havia cada vez mais palestras e experimentos científicos em química, magnetismo e eletricidade, para um público cada vez mais amplo e aguçado; sociedades científicas se formavam, bibliotecas emprestavam seus livros; tudo isso ainda reforçado pela maior disponibilidade de bens manufaturados, pela construção de estradas, ferrovias e canais (BROWNE, 2007).

Para Mayr (2006) ao publicar *A origem das espécies*, Darwin gerou uma revolução intelectual que ultrapassou os limites da biologia e causou a subversão de algumas das crenças mais fundamentais da época. Ao defender que todas as espécies descendiam de um ancestral comum, Darwin refutou a crença na criação individual de cada espécie, e ao propor o conceito da luta pela sobrevivência, ele perturbou as noções de então, de um mundo perfeitamente projetado (MAYR, 2006).

No livro, Darwin desenvolve sua argumentação apresentando duas teorias logicamente independentes: a da seleção natural e a da ancestralidade comum (SOBER; ORZACK, 2003). Contudo, por muitas vezes, Darwin referiu-se a elas como a sua “teoria da descendência com modificação pela seleção natural”, o que contribuiu para a compreensão equivocada de que a teoria da origem comum e a teoria da seleção natural eram inseparáveis (MAYR, 2006)<sup>3</sup>.

---

podem ser provadas nem desmentidas. Por que então, expressá-las na linguagem e em arranjos de indução filosófica?” (<http://www.darwinproject.ac.uk/entry-2548> Acesso em: 05/02/2018).

Para Henslow, um grande amigo e influência para Darwin, embora o livro fosse uma maravilhosa reunião de fatos e observações, com conclusões legítimas, ele forçava a hipótese a ir longe demais, já que não se tratava de uma teoria real; Henslow pensava que Darwin estava buscando mais do que o que pode ser concedido ao homem (DESMOND; MOORE, 2007).

<sup>3</sup> Para discutir o pensamento darwiniano de um modo construtivo, na opinião de Mayr (2006), é necessário dividir “a teoria” em outras cinco, todas “logicamente

Ao explicar a divergência de espécies partindo de um ancestral comum, Darwin cria uma das metáforas mais poderosas e duradouras de sua carreira: “a grande árvore da vida”, a única figura que o livro contém, e como ele reconhece, de aparência estranha, mas indispensável para entender as complexas afinidades entre os animais do passado e do presente (BROWNE, 2007). Darwin

caracterizou a história dos seres vivos como uma árvore, descrevendo formas ancestrais extintas como se fossem as raízes e o tronco, cada grupo principal de organismos como os galhos, e toda a multidão de espécies existentes no presente como as folhas e brotos verdes: uma árvore evolucionária em suave expansão que ligava a natureza e a história em um todo único, vivo e indivisível que atravessava as eras (BROWNE, 2007, p. 81).

A década após a publicação do livro foi a mais intensa e produtiva da vida de Charles Darwin, pois ele teve que responder, seja privadamente ou publicamente, às objeções científicas e às apreensões filosóficas que sua teoria despertava (DARWIN, 2009b). A maioria dos naturalistas adotou a teoria da origem comum de imediato; embora possa parecer surpreendente, “o fundamentalismo bíblico é um problema moderno, não vitoriano” (BROWNE, 2007, p. 94), e houve poucas objeções quanto ao livro contestar diretamente o relato bíblico da criação conforme descrito no Gênesis. De fato, depois da publicação de *A origem das espécies*, “um grande volume de fenômenos da natureza orgânica, que antes de 1859 pareciam arbitrários e caprichosos, adquiriu um padrão lógico, ao ser explicado como decorrência da descendência comum” (MAYR, 1998, 487). No entanto, o que constituía um verdadeiro empecilho para a maioria dos contemporâneos de Darwin “era transformar a vida em um caos moral que não exibisse nenhum indício de uma autoridade divina ou algum sentido de finalidade ou desígnio” (MAYR, 1998, p. 94-95). Isso explica a rejeição quase universal da teoria da seleção natural, ousada e inovadora ao rejeitar causas finalistas de origem sobrenatural e todo e qualquer determinismo no mundo orgânico (MAYR, 1998, 2005, 2006).

### **3.1.1 A teoria da seleção natural**

Ao utilizar o conceito de seleção natural para explicar a aparente harmonia e adaptação no mundo orgânico, Darwin fornece uma

---

independentes”: evolução, descendência comum, multiplicação das espécies, gradualismo e seleção natural.

explicação natural, mecânica, em vez da sobrenatural, dada pela teologia (MAYR, 2006). E isto fez da teoria de Darwin única: “não há nada semelhante em toda literatura filosófica desde os pré-socráticos a Descartes, Leibniz, Hume ou Kant” (MAYR, 2005, p. 127; 2006, p. 68).

O caminho intelectual percorrido por Charles Darwin que o levou a formulação da teoria sobre a origem das espécies por seleção natural foi longo e tortuoso (CAPONI, 2009). Ele sabia que a seleção natural não é “o tipo de teoria em que se possa dizer ‘olhe aqui e veja’” (BROWNE, 2007, p. 77), o que justifica sua preocupação e insistência em reunir evidências confiáveis em apoio a seus argumentos (KEYNES, 2004). Tal postura permite a Darwin ([1876]1988, p. 438) afirmar, no último capítulo de *A origem das espécies*, que “difícilmente pode se admitir que uma teoria falsa explique de um modo tão satisfatório, como faz a teoria da seleção natural, as diferentes e extensas classes de fatos antes indicadas”.

Ainda hoje, o termo “seleção natural” é mal compreendido e, de acordo com Bock (2009), definir o seu significado não é uma tarefa fácil, pois o termo é ambíguo, desde que foi utilizado pela primeira vez por Charles Darwin, no artigo de 1858 e no livro *A origem das espécies*, até os dias atuais, por muitos biólogos evolutivos. Para Desmond e Moore (2007) o próprio Darwin admitiu que o uso do termo “seleção natural” foi ruim e que o uso do termo “preservação natural” poderia ter sido menos antropomórfico. Conforme Wallace expressou para Darwin numa carta escrita em 02 de julho de 1866:

tenho ficado tão frequentemente estarecido com a completa falta de capacidade de tantas pessoas inteligentes para conceber com clareza ou, pelo menos, para conceber minimamente o processo de ação autônoma e os efeitos necessários da seleção natural, que sou obrigado a concluir que o próprio termo e o seu modo de ilustrá-lo, por mais claros e bonitos que sejam para muitos de nós, ainda não são os ideais para serem utilizados diante do público naturalista em geral (DARWIN, 2009b, p. 177).

Todavia, conforme salienta Ginnobili (2010, p. 37) “em *A origem das espécies* Darwin comunica pela primeira vez à comunidade científica de maneira geral a teoria, aparentemente, mais fácil de entender de toda a ciência contemporânea”. Convém lembrar o que Mayr (1998, p. 939) afirma sobre o papel importante das metáforas na ciência: “algumas são felizes, outras infelizes. O termo ‘seleção natural’, de Darwin, situa-se no limite entre as duas categorias e conheceu uma estrênuo resistência por

parte da maioria dos seus contemporâneos”, que personificavam a seleção natural, insistindo que não havia diferença entre “a seleção pela natureza e a criação pelo Criador”. Para tentar resolver esse conflito, mais tarde Darwin adota a expressão de Spencer “sobrevivência dos mais aptos”. Aí, segundo Mayr (1998, p. 939) “ele passou de frito a queimado, porque sua nova metáfora estava a sugerir um raciocínio circular”, o que certamente não era a sua intenção.

Darwin ([1876]1988, p. 51) diz: “eu chamei esse princípio, pelo qual cada pequena variação, se útil, é preservada, pelo termo de Seleção Natural”. Para ele, os seres vivos não tinham formas e funções pré-designadas em uma economia natural estática e estável, de modo que cada um tem que conquistar e defender o seu lugar em uma natureza que muda constantemente, onde cada espécie existe por conta, risco e benefício próprio, não fazendo sentido a ideia de mutualismo (CAPONI, 2011c). Claramente, a perspectiva darwiniana pressupõe o abandono da ideia de economia natural (CAPONI, 2006a).

Ruse (2007, p. 161) cita que “a seleção natural conduzindo à adaptação é primeira grande contribuição de Darwin para a teoria da evolução”, e, embora existam alguns céticos quanto à onipresença da seleção natural, como Stephen Jay Gould, por exemplo, os biólogos evolutivos concordam que Darwin conseguiu propor o seu mecanismo corretamente. Michael Ruse (2007) não esclarece, no texto, os motivos que supostamente levam Stephen Jay Gould a não acreditar na onipresença da seleção natural. No entanto, em seu livro *O polegar do panda*, Gould ([1980] 2004, p. 4) argumenta, no prólogo, que

muitos biólogos evolutivos (eu próprio incluído) começam a desafiar essa síntese [referindo-se à síntese moderna da evolução] e a propor a visão hierárquica de que diferentes níveis de mudança evolutiva refletem muitas vezes diferentes tipos de causas.

Prossegue Gould ([1980] 2004, p. 39):

Até que ponto a seleção natural é exclusiva, enquanto agente da mutação evolutiva? [...] Todas as ideias sutis podem ser trivializadas e até vulgarizadas por descrições absolutas e inflexíveis. Marx sentiu-se compelido a negar que fosse marxista, enquanto Einstein se viu confrontado com a deturpação daquilo que ele quis dizer com ‘tudo é relativo’. Darwin viveu o suficiente para ver seu nome abusivamente ligado a uma opinião extrema, que ele nunca defendera – porque o

‘darwinismo’ tem sido frequentemente definido, tanto nos seus dias como nos nossos, como a crença de que virtualmente toda mudança evolutiva é produto da seleção natural.

Como argumenta Caponi (2009, 2010a, 2011d), a seleção natural postula um mecanismo de transformação que, ao mesmo tempo, é também um mecanismo adaptador. Em outras palavras, ao introduzir o conceito de seleção natural para explicar a diversificação das formas vivas partindo de um ancestral comum, Darwin propõe que ela seja o mecanismo que a natureza se utiliza para produzir e preservar “o ajuste dos organismos às suas *condições de existência*” (CAPONI, 2010a; 2010b, p. 9, grifo do autor). E diferentemente daquilo proposto anteriormente, no início do século XIX por Cuvier, para o qual as condições de existência eram entendidas como a mútua correlação ou coadaptação das partes de um organismo, para Darwin, o uso dessa expressão é equivalente a adequação dos organismos às suas exigências ambientais, e o uso do termo com essa conotação não tem registro na História Natural anterior a 1859 (CAPONI, 2010a, 2010b).

Na obra *A origem das espécies* Darwin diz que “a seleção natural tende apenas a tornar cada organismo, cada ser orgânico, tão perfeito quanto, ou ligeiramente mais perfeito que os outros habitantes da mesma terra, com os quais tem de lutar pela existência” (DARWIN, [1859] 2004, p. 223). Ele considerou que essa luta pela existência não ocorria somente com diferentes espécies, mas entre os indivíduos de uma mesma população (DARWIN, [1859], 2004). É uma ideia simples, pois “como são gerados muito mais indivíduos do que o ambiente é capaz de sustentar, deve haver em todos os casos uma luta pela existência, tanto entre espécies distintas como entre indivíduos de uma mesma espécie” (DARWIN, [1859] 2004, p. 76), numa competição intensa pelos recursos disponíveis que possam assegurar a sobrevivência dos indivíduos de uma população e os seus descendentes. Ao desenvolver essa ideia, Darwin utiliza o termo seleção natural como um resultado nomológico-dedutivo, “o que claramente não é uma causa da mudança evolutiva. Basicamente, proporciona uma descrição completa das causas e o resultado da evolução filética darwiniana” (BOCK, 2009, p. 3).

Todavia, como ressalta Caponi (2009, p. 410) “para que desse fenômeno puramente ecológico que é a luta pela existência se possa derivar esse fenômeno realmente evolutivo que é a seleção natural, devem-se dar dois passos mais”. O primeiro é quando, no terceiro capítulo, Darwin ([1859] 2004) diz que o maior ou menor êxito nessa luta não é uniforme nem ao azar, e depende da constituição de cada indivíduo:

uns apresentam características que os tornam mais aptos do que outros para garantir sua sobrevivência e a da sua prole. “O segundo de tais passos”, prossegue Caponi (2009, p. 410), “somente será dado no quarto e mais importante capítulo da obra: aquele em que se desenvolve o conceito de seleção natural”.

De acordo com Bock (2009) Darwin usou o termo seleção natural com dois sentidos, mas é neste capítulo, ao utilizar expressões como “Extinção causada pela seleção natural”, “Ação da seleção natural através da divergência de caráter e extinção, sobre os descendentes de um ancestral comum” (DARWIN, [1859] 2004, p. 93), que Darwin identifica a seleção natural como uma das principais causas da mudança evolutiva. Para Bock (2009) esse é o outro significado que o termo seleção natural tinha para Darwin.

Sober (2009) faz uma reflexão sobre algumas das características do que Darwin entendia por seleção natural. Ainda que em *A origem das espécies* Darwin “introduz[a] a ideia de ‘seleção natural’ descrevendo em primeiro lugar a seleção artificial, [ele] não tarda em recalcar que a seleção natural não é um agente que escolha intencionalmente [...] a seleção natural é um processo carente de todo propósito pré-concebido” (SOBER, 2009, p. 46). Darwin queria deixar este ponto claro, por isso consentiu com a sugestão de Alfred Russel Wallace e utilizou, na quinta edição do livro, a expressão criada por Herbert Spencer, a qual aludimos algumas linhas acima, “sobrevivência do mais apto” (SOBER, 2009, p. 46). Ainda, conforme Sober (2009, p. 46), “Darwin esperava que essa nova locução tornasse mais difícil a má interpretação dos leitores pensando que a seleção natural pressupõe uma escolha consciente”. Para Wallace, por muitos considerado – erroneamente, inclusive pelo próprio Darwin – o co-descobridor da teoria da seleção natural<sup>4</sup>,

esse termo é a expressão clara dos fatos, – seleção natural é uma expressão metafórica equivalente – e, até certo ponto, indireta e incorreta, já que, mesmo personificando a natureza, ela mais extermina as variações mais desfavoráveis do que propriamente seleciona variações especiais. (DARWIN, 2009b, p. 178)

Dawkins (2001, p. 42) refere-se a essa “escolha consciente” ou

---

<sup>4</sup> Para maiores esclarecimentos sobre essa questão, ver o artigo de Gustavo Caponi, “Definitivamente no estaba ahí: la ausencia de la teoría de la selección natural em “Sobre la tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente del tipo original” de Alfred Russel Wallace. **Ludus Vitalis**, Florianópolis, SC, v. 17, n. 32, p. 55-73, 2009.

“personificação da natureza” como um paradoxo, que pretende resolver em *O relojoeiro cego*:

a seleção natural é o relojoeiro cego, cego porque não prevê, não planeja consequências, não tem propósito em vista. Mas os resultados vivos da seleção natural nos deixam pasmos porque parecem ter sido estruturados por um relojoeiro magistral, dando uma ilusão de desígnio e planejamento.

Já, Mayr (2009, p. 151) além de enfatizar, como Dawkins, que “a seleção não tem uma meta a longo prazo”, diz que “o que Darwin chamou de seleção natural é, na verdade, um processo de eliminação”, ou seja, “os genitores da geração seguinte serão os indivíduos que sobreviverem por sorte ou por possuírem características que os tornam bem adaptados às condições ambientais vigentes”, enquanto “todos os outros membros daquela mesma prole são eliminados pelo processo de seleção natural”. Porém, “Darwin esperava que a ação de seleção dentro de cada geração fosse quase imperceptível”, ou seja, “mesmo que milhares de gerações de seleção pudessem, evidentemente, produzir grandes diferenças entre as espécies, ela aconteceria muito devagar”<sup>5</sup> (ROSE; GARLAND, 2009, p. 4). Essa suposição do próprio Darwin traz implicações para os cientistas modernos, pois significa que “a ação da seleção natural normalmente será muito difícil de observar”, uma ideia que persistiu por muito tempo dentro da biologia evolutiva, tornando “a evolução experimental [...] lenta em desenvolver-se como uma estratégia de pesquisa” (ROSE; GARLAND, 2009, p. 5). Aliás, este é o motivo de Rose e Garland (2009, p. 6) terem organizado o livro *Experimental evolution*: “para fomentar experimentos de seleção e evolução experimental<sup>6</sup> como componente central da biologia evolutiva”.

Outra característica importante a ser considerada é a direção em que a seleção natural provoca a evolução das populações. Para Sober (2009), ela depende de acidentes do meio: ou seja, de que caracteres servem melhor para que os organismos possam se reproduzir e sobreviver em seus entornos. Mayr (2009, p. 151) destaca que, embora alguns digam que a seleção natural “é um processo aleatório e acidental, enquanto

---

<sup>5</sup> Para esses mesmos autores, este constitui o “outro erro de Darwin”.

<sup>6</sup> Conforme Rose e Garland (2009, p. 6) o termo evolução experimental é usado “para significar pesquisa em que as populações são estudadas em múltiplas gerações em condições definidas e reproduzíveis, seja no laboratório ou na natureza”. Veremos essa questão mais detalhadamente na seção seis: “Experimentos em Ecologia”.

outros a consideram determinista”, na “verdade a seleção natural é uma ‘mistura’ dessas duas características”. Isso se torna óbvio ao compreendermos, segundo este mesmo autor, que a seleção natural acontece em duas etapas: na primeira, ocorre a produção de variações genéticas ao acaso, “que desempenha um papel muito menor na segunda etapa, a da sobrevivência e da reprodução, na qual a ‘sobrevivência dos mais aptos’, se baseia em grande parte em características geneticamente determinadas” (MAYR, 2009, p. 150). Essas ideias fazem parte da “Nova síntese evolutiva” proposta em 1940, da qual Mayr é um dos autores. “A fórmula darwiniana básica – evolução é o resultado de variação genética e de sua discriminação por meio de eliminação e seleção – é abrangente o bastante para dar conta de todas as eventualidades naturais” (MAYR, 2005, p. 145-146); porém, é muito importante destacar que à sua época, Darwin desconhecia completamente os trabalhos de genética de Gregor Mendel. Darwin acreditava, assim como Lamarck, na herança dos caracteres adquiridos. A isto Rose e Garland (2009, p. 4) denominam o “erro de Darwin”, afirmando que provavelmente essa crença causou “alguns anos de atraso para a biologia evolutiva”. Muito embora essa seja só uma especulação contra factual, “se Darwin tivesse lido Mendel com entendimento na década de 1860, é concebível que uma grande parte da moderna biologia evolutiva tivesse se desenvolvido cerca de cinquenta anos antes” (ROSE; GARLAND, 2009, p. 4). Por outro lado, Mendel, “um monge humilde que morreu não apreciado em 1884, cerca de vinte anos depois de ter elaborado os princípios básicos de herança nas plantas”, poderia ter sido a pessoa a enxergar “que a genética forneceu o mecanismo de hereditariedade que a evolução darwiniana precisava [...]” (ROSE; GARLAND, 2009, p. 4).

Como afirma Caponi (2009, p. 415): “Darwin, contudo, desconhecia a causa dessas variações: ele somente havia constatado sua existência e a possibilidade que existia de preservá-las e acentuá-las por um processo seletivo”. O mesmo autor (CAPONI, 2011d, p. 314) enfatiza que “é necessário entender e sempre recordar que a teoria da seleção natural é anterior ao mendelismo e à nova síntese; e suas linhas fundamentais, ainda hoje vigentes, já se encontravam estabelecidas em A origem das espécies”. É preciso salientar ainda, que a seleção natural, ocorrendo em dois estágios, faz parte da compreensão dos biólogos evolutivos modernos: Darwin tinha uma ideia muito mais simples do que essa, e para ele, “a seleção natural era um processo de um único estágio, a propagação do sucesso reprodutivo” (MAYR, 2006, p. 68).

A terceira característica é que, para Darwin a seleção atua sobre variações aleatórias, e embora essa palavra possua diferentes significados,



o que Darwin queria realmente expressar “é que essas variações não aparecem porque poderiam ser úteis para o organismo no qual aparecem” (SOBER, 2009, p. 47). Darwin

precisava mostrar que as causas dessa variação eram outras que o mero uso e desuso dos órgãos e que elas eram mais que o efeito direto de fatores como o clima ou a alimentação. Porque, se assim fosse, essa variação não podia produzir nenhuma genuína inovação morfológica ou comportamental passível de ser retida pela seleção natural (CAPONI, 2009, p. 415).

Para Sober (2009, p. 48) a quarta característica relevante “tem a ver com o nível no qual Darwin considerou que atua a seleção natural”. Segundo Mayr (2009, p. 156-157), definir os alvos da seleção natural “tem provocado discussões intermináveis”, mas para Darwin, o que estava sendo escolhido eram os indivíduos, “pois são eles que sobrevivem e se reproduzem”. Sober (2009) além de concordar com essa afirmação, infere, analisando alguns exemplos dados por Darwin, que para este, ainda que ocorra mais raramente do que a seleção individual, a seleção de grupo é possível. Essa é uma questão que Haila (1989, p. 241) traz à tona quando analisa um artigo de William C. Kimler, *Advantage, Adaptivity, and Evolutionary Theory*, cujo foco, diz Haila, “é em mudar a compreensão do nível de organização ecológica em que a seleção natural atua”, uma vez que, “até o final da década de 1960, a maioria dos ecologistas deu por certo que a natureza mostra adaptação em todos os níveis organizacionais, de organismos individuais até comunidades e ecossistemas”. Porém, prossegue o mesmo autor, “não havia suporte factual nem teórico para essa visão; de fato, estava claramente em contradição com os desenvolvimentos contemporâneos da genética teórica de populações” (HAILA, 1989, p. 241).

Por último, Sober (2009) destaca que Darwin ([1859], 2004, p. 14) estava “convencido de que a seleção natural era a causa principal, mas não exclusiva” da evolução. “De fato, o que Darwin considera necessário para defender a hipótese de um ancestral comum são caracteres cuja presença não se pode atribuir à seleção natural” (SOBER, 2009, p. 65). Ao analisar a estrutura lógica de *A origem das espécies*, Sober (2009) sugere que Darwin tenha situado a seleção natural em um lugar central porque talvez pensasse que a seleção era mais importante que o ancestral comum, algo evidenciado na seguinte passagem do livro:

É um fato geralmente reconhecido que todos os seres vivos se formaram a partir de duas grandes leis: a de unidade de tipo e a das condições de

existência. Por unidade de tipo entendemos a concordância fundamental na estrutura que vemos nos seres orgânicos da mesma classe, e que é completamente independente de seus hábitos de vida. Em minha teoria, a unidade de tipo fica explicada pela unidade de ascendência. A expressão das condições de existência, nas que tão frequentemente insistiu o ilustre Cuvier<sup>7</sup>, se encontra totalmente abarcada pelo princípio da seleção natural. Pois a seleção atua adaptando (agora ou em tempos passados) as partes que mudam de cada ser a suas condições de vida orgânicas e inorgânicas. Estas adaptações têm sido ajudadas em alguns casos pelo incremento do uso o desuso das partes, têm sido influenciadas pela ação direta das condições externas de vida e têm sido submetidas, em todos os casos, às severas leis do crescimento e da variação. Portanto, a lei das condições de existência é, de fato, a lei superior, pois inclui, através da herança das variações e adaptações anteriores, a da unidade de tipo. (DARWIN, [1859] 2004, p. 228).

Contudo, Sober (2009, p. 45) argumenta que “o ancestral comum possui prioridade evidencial”, pois, “para Darwin, os argumentos sobre a seleção natural utilizam frequentemente o suposto do ancestral comum, enquanto que a defesa do ancestral comum não exige o suposto de que a seleção natural esteja funcionando”. Ayala (2009, p. 4) ressalta o contrário: “Darwin considerava o descobrimento da seleção natural (e não sua demonstração da evolução) como seu principal descobrimento e o designou como ‘minha teoria’, uma designação que nunca usava quando se referia à evolução dos organismos”. Darwin propôs a teoria da seleção natural para explicar a organização adaptativa dos seres vivos, ou seja, “a diversidade e a evolução dos organismos como consequência de sua adaptação às múltiplas e sempre cambiantes condições de vida” (AYALA, 2009, p. 12). Caponi (2010a, p. 124; 2011a) chama a atenção

---

<sup>7</sup> Aqui, Darwin comete um equívoco. Diferentemente daquilo proposto anteriormente, no início do século XIX por Cuvier, para o qual as condições de existência seriam entendidas como a mútua correlação ou coadaptação das partes de um organismo, para Darwin, o uso dessa expressão é equivalente a adequação dos organismos às suas exigências ambientais, e o uso do termo com essa conotação não tem registro na História Natural anterior a 1859 (CAPONI, 2010a; 2010b).

para esse que é considerado, por muitos autores, um dos objetivos centrais da teoria da seleção natural; embora não se possa dizer que essa interpretação esteja incorreta, “ela pode levar-nos a passar por alto que, em *A origem das espécies*, a seleção natural é inicialmente introduzida como um recurso para explicar a diversificação das formas vivas a partir de um ancestral comum”. Este mesmo autor insiste que

uma coisa foi ampliar e referendar o poder explicativo da *teoria da seleção natural*, e outra coisa foi mobilizá-la para explicar os mais diversos traços morfológicos e comportamentais dos seres vivos. Uma coisa era mostrar que a seleção natural podia construir um olho, e outra é analisar os mais mínimos detalhes morfológicos e etológicos, muitos deles sem nenhuma funcionalidade evidente, com base na suspeita de que essa seleção natural está sempre, direta ou indiretamente, envolvida na evolução dos mesmos. E é este último, e não o primeiro, o que funda e orienta o programa *adaptativo* (CAPONI, 2011b, p. 741, grifos do autor).

Juntamente com a interpretação da seleção natural citada no parágrafo anterior, está também associada a ideia de que a problemática adaptativa havia ocupado um lugar de destaque na história natural que antecede Darwin e a publicação de *A origem das espécies* (CAPONI, 2010a). Entretanto, “a minuciosa correlação entre estruturas biológicas e exigências ambientais não é, para resumir, uma simples evidência pré-estabelecida que haja motivado a formulação da teoria da seleção natural como recurso para explicá-la” (CAPONI, 2011c, p. 2). A correlação entre os perfis do vivente às suas exigências ambientais, para Caponi (2010a, p. 139), “foi uma previsão da teoria da seleção natural e não uma simples constatação que ela permitia explicar de uma forma não teológica”. Do contrário, Darwin e Wallace não precisariam ter argumentado a favor dessa perspectiva: “a teoria da seleção natural não era somente uma nova resposta para algumas velhas perguntas; ela, como qualquer outro progresso científico genuíno, também comportava um novo questionário” (CAPONI, 2010a, p. 139).

Após a publicação de *A origem das espécies* em 1859, Darwin, com a teoria da seleção natural, muda o modo fundamental de interrogar o vivente, transformando a história natural em domínio de investigação científica (CAPONI, 1997). Huxley (2006, p. 21) se referiu a isso em um ensaio publicado em 1860: “[...] e todos os competentes naturalistas e fisiologistas, independentemente das opiniões quanto ao derradeiro

destino das doutrinas apresentadas, reconhecem que a obra é uma sólida contribuição ao conhecimento e inaugura uma nova época da História Natural”. Contudo, “antes de 1900, não houve um único biólogo experimental [...] que adotasse a teoria” (MAYR, 2005, p. 128), e desde a publicação do livro até em torno de 1930, poucos aceitaram “a noção de seleção natural como único fator direcionador da evolução” (MAYR, 2009, p. 145-146). Mas, Huxley tinha razão, houve uma mudança de perspectiva no trabalho dos naturalistas, pois “a teoria darwiniana da seleção natural forneceu a primeira aproximação racional para o estudo das causas remotas, [que] constituíam o interesse prioritário dos naturalistas” (MAYR, 1998, p. 604).

## 4 A DISTINÇÃO ENTRE CAUSAS PRÓXIMAS E CAUSAS REMOTAS

Todo fenômeno que acontece no mundo orgânico pode ser explicado pelos dois tipos de causalidade que caracterizam a biologia funcional e a biologia evolutiva: respectivamente, causas próximas e causas remotas. Distingui-las, assim como fez Mayr no seu artigo de 1961, é fundamental para compreender porque esses dois campos, ainda hoje, representam uma divisão menos arbitrária do que as “etiquetas de conveniência, como zoologia, botânica, micologia, citologia ou genética” (MAYR, 1998, p. 87).

Para Mayr (1998, p. 61) é inegável que “a biologia beneficiou-se grandemente do apuro de conceitos quase filosóficos ou metodológicos, como causalidade próxima e evolutiva [remota], ou a delimitação clara entre o método comparativo e o experimental”. Entender que “todos os processos biológicos têm ao mesmo tempo uma causa próxima e uma causa evolutiva [remota]” evita muita confusão, marcadamente presente na história do pensamento biológico, uma vez que a maioria dos biólogos só considera um dos tipos de causalidade em seus estudos, além de muitos não discernirem as causas próximas das causas remotas, cometendo, na opinião de Ernst Mayr, “um erro primário” (MAYR, 1998, p. 25).

Para explicar as diferenças entre a biologia funcional e a biologia evolutiva, Mayr (1961, p. 1502, grifos do autor) faz o seguinte questionamento: “*Causa* é a mesma coisa na biologia funcional e evolutiva?” O autor prossegue expondo as dificuldades do conceito de causalidade na biologia, afirmando que, independente da definição nos termos da lógica, o conceito clássico contém três elementos: “(i) uma explicação de eventos passados (‘causalidade a posteriori’); (ii) predição de eventos futuros; e (iii) interpretação dos fenômenos teleológicos - isto é, ‘dirigidos a uma meta’” (MAYR, 1961, p. 1501). Para Mayr (1961, p. 1501), esses três aspectos da causalidade: “explicação, predição e teleologia devem ser os pontos cardeais em qualquer discussão” sobre o assunto. Embora saibamos que há muito mais a ser dito sobre a compreensão desse conceito na biologia, que remonta aos tempos de Aristóteles, para os objetivos aqui propostos, é suficiente este pequeno esclarecimento do ponto de vista de Mayr.

Para ilustrar o conceito de causalidade, Ernst Mayr usa o exemplo da migração da ave conhecida popularmente como toutinegra [*Sylvia atricapilla*], enumerando as seguintes causas para ela migrar de sua casa de verão em New Hampshire para o sul no mês de agosto: “1) *uma causa ecológica*”, pois se não migrar na época adequada, a ave que se alimenta

de insetos poderia morrer de fome “se ela passasse o inverno em New Hampshire”; “2) *uma causa genética*”, significando que na história evolutiva da sua espécie, a toutinegra adquiriu uma constituição genética que lhe permite responder de modo adequado às variações ambientais; “3) *uma causa fisiológica intrínseca*”, no caso, a fotoperiodicidade, ou seja, a ave está pronta para migrar quando a quantidade de luz do dia “tiver caído abaixo de um certo nível; “4) *uma causa fisiológica extrínseca*”, ou seja, as condições climáticas, como uma diminuição da temperatura, afetam a toutinegra, que já estava fisiologicamente disposta a iniciar sua migração, empreendendo voo no dia vinte e cinco de agosto (MAYR, 1961, p.1502-1503).

Ao analisar as quatro causas da migração dessa ave, é possível perceber que as causas fisiológicas (números 3 e 4), a interação entre o fotoperíodo e baixa temperatura, podem ser chamadas de causas próximas, causas imediatas à migração, enquanto que as outras duas (números 1 e 2), respectivamente, a falta de alimento durante o inverno e a constituição genética da ave, são as causas remotas, causas estas que têm uma história e “que foram incorporadas ao sistema através de milhares de gerações de seleção natural” (MAYR, 1961, p. 1503).

Além de evidenciar que os biólogos funcionais estão interessados nas causas próximas de determinado fenômeno no mundo orgânico, enquanto os biólogos evolutivos procuram analisar as causas remotas, esse exemplo também reitera o fato já citado de que “há sempre um conjunto próximo de causas e um conjunto remoto de causas” em quase todo fenômeno biológico; “ambos têm que ser explicados e interpretados para uma compreensão completa do fenômeno dado” (MAYR, 1961, p. 1503).

Em outras palavras, de acordo com Mayr (1961, p. 1503),

as causas próximas governam as respostas do indivíduo (e de seus órgãos) a fatores imediatos do ambiente, enquanto as causas remotas são responsáveis pela evolução do código de informação do DNA específico com o qual cada indivíduo de cada espécie é dotado.

Beatty (1994, p. 334) resume muito bem o entendimento que Mayr tinha da dicotomia próximo-remoto:

as causas próximas dos traços de um organismo ocorrem durante a vida do organismo. Eles envolvem a expressão da informação contida no material genético do organismo, mediada pelo meio ambiente. As causas remotas ocorrem antes da vida do organismo, dentro da história evolutiva

das espécies do organismo. Elas envolvem as razões pelas quais os membros dessa espécie passaram a ter a informação genética que eles fazem.

Não faltam exemplos para ilustrar como as causas próximas e as causas remotas fazem parte de qualquer fenômeno do mundo orgânico. Mayr (1998, p. 88) cita a questão do dimorfismo sexual, identificando como causas próximas “fatores hormonais, ou determinado desenvolvimento genético” e como causas remotas “a seleção natural ou uma vantagem seletiva de utilização diferenciada das condições de alimentação”. Segundo Mayr, Thomas Morgan “castigava os biólogos evolutivos por especularem sobre essa questão”, pois para ele que julgava ser esta uma resposta “tão simples [,] os tecidos do macho e da fêmea, durante a ontogenia, correspondem a diferentes influências hormonais” (MAYR, 1998, p. 93); ele nunca se interessou pelo “porque” machos e fêmeas apresentavam essas diferenças hormonais”. Certamente, de acordo com Pigliucci (2009, p. 221), Morgan, um dos primeiros geneticistas da *Drosophila*, adotou de imediato a teoria da evolução, mas demorou muito tempo para aceitar o mecanismo da seleção natural, o que pode ser explicado, em parte, pois

não [lhe] pareceu possível conciliar a insistência de Darwin na variação contínua e na evolução gradual com os novos dados sobre a herança discreta de personagens mendelianos ou com o efeito igualmente discreto das mutações que começaram a ser isoladas no laboratório.

Como enfatiza Ernst Mayr (1998, p. 93), a biologia funcional e a biologia evolutiva, “decorrentes dos dois tipos de causalidade, são marcadamente autossuficientes”. Possuir dois tipos de causas é o que diferencia um ser vivo de um objeto inanimado: todo organismo possui um código genético, que as causas próximas tratam de decodificar, enquanto as causas remotas “tratam das mudanças dos programas genéticos ao longo do tempo, e das razões dessas mudanças”, para explicar “por que um organismo é do jeito que é” (MAYR, 1998, p. 89). O fato de as causas próximas estarem relacionadas à fisiologia e à morfologia dos organismos explica porque quase não há discussão sobre a metodologia e os êxitos na biologia funcional, “desde [os tempos de] William Harvey até Claude Bernard e a biologia molecular” (MAYR, 1998, p. 89).

No entanto, a biologia evolutiva, por um bom tempo negligenciada e esquecida pela maioria dos pesquisadores, é tão legítima e importante quanto a biologia funcional; enquanto esta se preocupa com leis,

previsões, aspectos funcionais e quantificáveis de processos, aquela está interessada na historicidade, no valor seletivo dos fenômenos, e pode-se dizer então, que é mais qualitativa (MAYR, 1998, p. 89). É preciso lembrar que “as narrativas históricas têm valor explicativo porque os eventos mais antigos de uma sequência histórica normalmente constituem uma contribuição causal para eventos posteriores” (MAYR, 1998, p. 92). Para o mesmo autor (MAYR, 1998, p. 638), a partir de 1953, com a elucidação da estrutura do DNA, passou-se a compreender com clareza que todo fenômeno biológico tem “dois componentes fundamentalmente diversos, um histórico (o programa genético), e um funcional (as proteínas decodificadas)”; conseqüentemente e de modo quase imediato, a análise causal de todos os fenômenos do mundo orgânico se estendeu também aos seus componentes históricos, o que repercutiu em todos os campos de estudo da biologia.

#### 4.1 ORIGEM DA TERMINOLOGIA PRÓXIMO-REMOTO

De acordo com Ernst Mayr, na sua monumental obra *O desenvolvimento do pensamento biológico* (1998), para entender as diversas escolas de pensamento da biologia, é preciso conhecer os antecedentes históricos dos problemas tratados por cada uma delas. Tanto é que, para este mesmo autor, a história da ciência é “antes uma história dos problemas da ciência e de sua solução, ou de soluções tentadas (MAYR, 1998, p. 15). Para determinar o aparecimento de novos conceitos na biologia, é necessário analisar também o ambiente cultural e social de um cientista, pois a biologia é uma área que se caracteriza pela longevidade de seus problemas científicos: alguns remontam à época de Aristóteles, e portanto, só podem ser compreendidos se abordados historicamente. (Mayr, 1998, p. 21). É interessante recordar, também, que “as elucidações conceituais, próprias da reflexão epistemológica, sempre podem auxiliar, [...] a análise histórica” (CAPONI, 2014a, p. 17).

Seguindo a sugestão de Mayr, e fazendo ao mesmo tempo uma reflexão epistemológica, discutiremos de modo muito breve, a origem da distinção próximo-remoto, aludindo a nomes que Mayr afirma serem seus predecessores, como John Baker (1900-1984) e David Lack (1910-1973). Entretanto, de acordo com Beatty (1994, p. 346) não é claro “se Mayr foi influenciado diretamente por Baker em 1938, ou indiretamente mais tarde, por David Lack”. Há, ainda, autores que Mayr não menciona, como Edward Albert Sharpey-Schäfer (1850-1935) e Arthur Landsborough Thomson (1890-1977), que empregaram a dicotomia anteriormente em suas pesquisas, além de Edward Poulton (1856-1943), numa abordagem



sustentada por Caponi (2014a). Para ele

embora os termos usados por Poulton não são [...] os mesmos que Mayr utilizou ao traçar sua demarcação entre Biologia Funcional e Biologia Evolutiva, a compreensão que aquele tinha da distinção entre dois modos de interrogar o vivente se aproximava muito do tratamento que meio século depois foi dado a essa questão em Causa e efeito na Biologia (CAPONI, 2014a, p. 16-17).

Segundo Mayr (1998, p. 88) “há uma considerável incerteza em relação à origem da terminologia próximo-remoto”; ele afirma que “Herbert Spencer e Georges Romanes usaram esses termos num sentido bastante vago, mas John Baker, aparentemente, foi o primeiro autor a distinguir claramente entre causas remotas [...] e causas próximas” (MAYR, 1998, p. 88).

Contudo, independentemente da origem, tanto Mayr quanto “seus predecessores tenderam a sobrepor a análise ecológica relativa às vantagens adaptativas conferidas por um traço, com a reconstrução evolutiva da história do referido traço” (CAPONI, 2014a, p.18). Outra questão a ser considerada ao analisarmos os textos em que a dicotomia foi apresentada, segundo este mesmo autor, é que “quase todos eles identificaram o conceito de causa remota com o conceito de pressão seletiva” (CAPONI, 2014a, p. 18). Esse fato é relevante pois foi alvo de críticas em anos posteriores, por autores que pretenderam relativizar e até mesmo tornar obsoleta a distinção, da forma como foi proposta por Ernst Mayr, como veremos na seção sete, “Críticas à dicotomia próximo-remoto”.

Ao caracterizar as causas remotas, que explicam o porquê dos fenômenos no mundo orgânico, Mayr vai associá-las à seleção natural ou às pressões seletivas, algo que Lack havia feito no livro *The natural regulation of animals numbers*, identificando os fatores remotos como “valor de sobrevivência” (CAPONI, 2014a, p. 19). Lack (1965, p. 237) expressou isso mais claramente no ano de 1965, agradecendo a Baker por ter estabelecido a distinção, para em seguida afirmar:

as características adaptativas devem ser interpretadas em dois níveis, proximamente em termos dos fatores fisiológicos e comportamentais que oferecem à ave individual e, remotamente, em termos de seu valor de sobrevivência para as espécies.

Todavia, de acordo com Caponi (2014a, p. 19), enquanto Mayr e Lack utilizam a distinção entre causas próximas e causas remotas “para

reivindicar os direitos das perguntas e explicações próprias de uma perspectiva evolutiva” – Mayr como porta-voz e representante da biologia evolutiva e Lack como fundador da ecologia evolutiva –, Baker, sem negar a legitimidade dessas questões, não as aborda, pois ele está interessado em mostrar “que o trabalho de campo é imprescindível para compreender tanto as causas remotas como as causas próximas que regulam as temporadas de cria [procriação]”. O que Baker faz é organizar a variedade de causas próximas, distinguindo entre causas próximas externas, que no seu entendimento são as influências do ambiente, como precipitação, luminosidade, temperatura; e causas próximas internas, referentes à regulação hormonal (BEATTY, 1994, p. 345).

É na obra de Arthur Landsborough Thomson que essas questões são tratadas de maneira um pouco diferente: para ele a dicotomia também era importante para explicar a migração das aves na época reprodutiva, só que Thomson não associava as causas remotas às pressões seletivas; quer dizer, “para ele existe um divórcio claro entre explicação evolutiva e explicação ecológica” (CAPONI, 2014a, p. 19). No início da década de 1920, Thomson argumentou que a questão da causalidade real da migração não é simples e ela parece ter um duplo aspecto: ““a causa remota certamente deve estar na existência do hábito inato e na natureza das forças no passado distante que deu origem’, e os ‘estímulos imediatos, periodicamente recorrentes, que evocam o hábito de expressão ativa cada outono e primavera ”(THOMSON, 1924, p. 639 apud BEATTY, 1994, p. 342). Em 1926, na obra *Problems of Bird Migration*, ele elabora quatro categorias para as causas da migração: duas categorias de causas evolutivas ou remotas e outras duas de causas imediatas ou fisiológicas.

- (a) Fatores que, sem ser verdadeiramente causadores, podem tornar a migração vantajosa e assim dar ao costume um valor de sobrevivência;
- (b) Fatores que, no passado, ajudaram a originar e desenvolver o costume na raça;
- (c) Fatores que periodicamente estimulam o costume à expressão ativa no indivíduo na estação apropriada [...];
- e (d) Fatores que determinam a maneira como a migração é efetivamente realizada. (THOMSON 1926, p. 264 apud BEATTY, 1994, p. 342)

De acordo com Caponi (2014a, p. 19) o primeiro problema consiste em identificar “a vantagem ecológica que esse comportamento acarretaria; e o segundo, reconstruir sua história evolutiva”; enquanto o terceiro envolveria “a identificação do estímulo que desencadeia esse comportamento e o quarto com os fatores que guiam-no durante sua ocorrência”. Thomson acreditava que só ao primeiro desses problemas

era possível dar uma solução clara; ele pensava que a migração tinha um motivo óbvio, habitar áreas diferentes na época mais favorável, evitando invernos rigorosos devido à falta de alimentos e aproveitando o verão, época farta de alimentos, e para respondê-lo adequadamente era preciso recorrer à história natural (CAPONI, 2014a). Esse ponto de vista coincide com os de Baker, Lack e Mayr; porém, “Thomson pensava essa história evolutiva de uma forma definitivamente neolamarckiana”, ou seja, “o comportamento migratório exibido por uma ave individual devia ser entendido como o decantado hereditário de comportamentos executados por seus ancestrais ao longo de gerações” (CAPONI, 2014a, p. 20).

Quanto ao segundo e terceiro problemas, Thomson diz que:

“[...] o segundo [...] alude à natureza da causa originadora que estabeleceu o comportamento migratório na raça, e o terceiro [...] alude ao estímulo imediato atuando sobre o indivíduo que põe esse costume em ação cada outono e cada primavera” (THOMSON, 1926, p. 262 apud CAPONI, 2014a, p. 20)

Quanto ao quarto e último problema ele esclarece que se trata de um comportamento “congenito”, “herdado”. É necessário assinalar que o modo de pensar de Thomson, separando as causas remotas das pressões seletivas não era comum antes da apropriação darwinista da dicotomia próximo-remoto: “antes de Thomson já podem encontrar-se exemplos desse mesmo modo darwiniano de entender a distinção próximo-remoto que depois reencontramos em Baker e mais tarde em Lack ou Mayr” (CAPONI, 2014a, p. 21), como é o caso de Edward Albert Schäfer: um fisiólogo, que explica a distinção próximo-remoto “homologando causas remotas e pressões seletivas”.

Para Schäfer a migração das aves só poderia ser explicada pela teoria da seleção natural e, de acordo com Caponi (2014a, p. 22) a dicotomia próximo-remoto era para aquele uma exigência que lhe permitia “compreender essa complementariedade entre os enfoques fisiológico e evolutivo dos fenômenos biológicos”. Ele analisa a duração do dia tanto como um fator “desencadeante do comportamento executado pelos pássaros individuais”, quanto um “fator ecológico capaz de dar lugar a uma pressão seletiva” (CAPONI, 2014a, p. 22).

Contudo, ainda que entendesse bem a distinção, Schäfer nunca a menciona de maneira direta; pelo contrário, “ela é aludida lateralmente e claramente pressuposta, como se fosse algo estabelecido e reconhecido, mas não é explicitamente traçada” (CAPONI, 2014a, p. 22). Nesse sentido, ele “só vai um pouco mais longe do que havia ido Darwin em seu

livro sobre as plantas insetívoras”, no qual analisa “hipóteses sobre as pressões seletivas que teriam possibilitado” às plantas trepadeiras “o exercício da função de trepar e que também teriam determinado os diferentes modos de exercer essa função que nelas encontramos”. É certo que “Darwin está se movendo dentro dessa polaridade, implicitamente [...]”, embora nunca recorra a nenhuma contraposição entre as duas ordens causais (CAPONI, 2014a, p. 22). Para Caponi (2014a, p. 23) “Darwin [...] não chegou a entrever com clareza a distinção próximo-remoto; por isso não a encontramos formulada em suas obras”. Porém, “foram estas [...] que transformaram essa polaridade em uma exigência da razão”, pois “foi Darwin quem instituiu a Biologia de linhagens. Antes dele a Biologia era uma ciência de organismos”, ou, em outras palavras, “uma ciência de causas próximas” (CAPONI, 2014a, p. 23).

Edward Poulton, apesar de nunca ter utilizado os termos próximo-remoto tinha uma compreensão muito clara de ambos: ele sabia que para explicar os fenômenos do mundo orgânico era preciso perguntar como e porque eles aconteciam (CAPONI, 2014a). Tal compreensão é evidenciada quando Poulton responde ao fisiólogo vegetal John Bretland Farmer (1865-1944), o qual “suspeitava que a pseudo explicação histórica darwiniana, centrada na história da linhagem, ocultasse as verdadeiras causas do fenômeno do organismo”, o que não surpreende, pois ele estava “interessado nas causas próximas” e, portanto, “desconhecia a relevância das causas remotas” (CAPONI, 2014a, p. 24). Poulton entendia “a diferença entre explicar fenômenos fisiológicos no nível do organismo e explicar fenômenos evolutivos que ocorrem no plano das linhagens, [...] um elemento central da distinção próximo-remoto (CAPONI, 2013, 2014a, p. 25). Ainda, Caponi (2014a, p. 25) argumenta que, mesmo “sem usar as expressões próximo-remoto, Poulton compreende e mostra a dualidade a que essa polaridade alude com uma clareza que apenas se insinua em Baker e nos demais predecessores de Mayr [...]”, algo que o próprio Mayr (1961) insiste, quando afirma que nenhum fenômeno biológico pode ser explicado sem que se entendam esses dois tipos de causalidade. É isso que Poulton consegue perceber, a “articulação que pode existir entre essas duas sendas de indagação que ele também caracteriza em virtude da oposição entre um como e um porque das estruturas e dos processos biológicos” (CAPONI, 2014a, p. 25).

Para finalizar, poderíamos perguntar se “a história da polaridade próximo-remoto pertence à História da Ciência ou à História da Filosofia da Ciência, e assim, à História da Filosofia” (CAPONI, 2014a, p. 26). É fato que a dicotomia foi formulada por “naturalistas preocupados em revelar um aspecto do mundo natural e, neste sentido, estudar essa história

não parece algo demasiado diferente de estudar a história” de conceitos como “mimetismo, [...] gene, ou [...] adaptação” (CAPONI, 2014a, p. 26). Mesmo que a dicotomia se refira a algo que está no mundo natural, ela não “deixa de implicar uma demarcação no plano do conhecer, uma dicotomia em nossos modos de interrogar”. Mais do que dizer algo sobre os fenômenos biológicos, “ela parece estar mostrando um aspecto da gramática da Biologia moderna”. Porém, essa dualidade não deve ser motivo de preocupação: a distinção próximo-remoto é tanto parte da história da ciência quanto da história da filosofia da ciência, e por conseguinte, parte da história da filosofia, mesmo que aqueles que chegaram a essa distinção “sejam naturalistas cujos nomes não constem no índice de nenhum livro de História da Filosofia” (CAPONI, 2014a, p. 26).

#### 4.2 ERNST MAYR COMO UM MARCO

Para Mayr (1998, p. 39) muitos dos progressos que foram obtidos na biologia evolutiva, deveram-se “à introdução de novos conceitos, ou à melhoria dos conceitos já existentes”, uma vez que, “em vez de formular leis, os biólogos, usualmente, organizam suas generalizações em estruturas conceituais” e, prossegue ele, “o progresso na ciência biológica é, talvez em grande medida, uma questão de desenvolvimento desses conceitos” (MAYR, 1998, p. 60). Beatty (1994, p. 352) afirma que qualquer um que queira entrar no campo da filosofia da biologia tem a obrigação de ler o artigo de Ernst Mayr, *Causa e efeito em biologia*, pois “a defesa de Ernst Mayr da distinção entre causas ‘próximas’ e ‘remotas’ geralmente é considerada uma contribuição clássica para a filosofia da biologia”, de modo que “a falta de familiaridade com a posição de Mayr seria imperdoável”.

Antes de mais nada, é preciso entender como Mayr concebeu a distinção próximo-remoto e que implicações ela teve nos seus trabalhos, assim como os diferentes usos que Mayr fez desses conceitos ao longo de sua carreira (BEATTY, 1994). Isso só é possível, de acordo com Beatty (1994, p. 333), se analisarmos e dividirmos o trabalho de Mayr em três fases: “1) Mayr o naturalista / pesquisador, 2) Mayr o representante e o porta-voz da biologia evolutiva e sistemática, e mais recentemente 3) Mayr historiador e filósofo da biologia”. Para Beatty (1994, p. 336) “considerar os papéis da distinção em suas duas carreiras anteriores, em vez de em termos de sua carreira posterior”, embora seja “apenas uma pequena parte da história de como Mayr chegou à distinção”, no final dos

anos 50 e início dos anos 60, ajuda a entender por que ele a elaborou como tal. No entanto, Beatty (1994, p. 336) não tem dúvida de que “Mayr pretendia que o artigo de 1961 fosse principalmente um contributo para a filosofia da biologia”, no sentido de reorientar “a filosofia da ciência da época, dominada pela física”. É a partir daquele ano, com a publicação do artigo, que Mayr inaugura sua carreira como filósofo da biologia (BEATTY, 1994, p. 335).

De acordo com Beatty (1994, p. 337) “a forma como ele [Mayr] ilustrou a distinção em 1961 – o exemplo que ele usou – e também a figura histórica que ele castigou [o fisiologista experimental Jacques Loeb]<sup>8</sup> por ter negligenciado a distinção” são indicações “sobre os primeiros encontros de Mayr e os interesses na distinção próximo-remoto. É a partir do ano de 1928, quando escreve um artigo com Meise, intitulado *Theories of the History of Migration*, que os interesses de Mayr começaram a mudar em relação à teoria evolutiva, e desde então, com essa mudança de atitude, é que aparecem as suas primeiras referências à distinção próximo-remoto, em conformidade com a formulação de Thomson, que vimos no tópico anterior (BEATTY, 1994, p. 344). Quando retornou à distinção, “em meados dos anos cinquenta e sessenta”, não surpreende que Mayr tenha usado como exemplo para ilustrar a dicotomia, a migração de aves, afinal, foi “neste contexto que ele primeiro pensou muito sobre a distinção, e isso foi a ocasião para suas primeiras incursões na teorização evolutiva” (BEATTY, 1994, p. 344).

Beatty (1994, p. 347) afirma que Mayr retomou a “distinção próximo-remoto para defender a importância da sistemática e da biologia evolutiva em um momento em que a biologia molecular estava lançando uma sombra cada vez maior sobre as ciências históricas naturais”. Nessa época Mayr estava em ascensão, figurando como representante e porta-voz da biologia evolutiva nos Estados Unidos, juntamente Theodosius Dobzhansky e George Simpson. Para algumas pessoas, o ano de 1953 está associado não a outro acontecimento que a descoberta da estrutura do DNA por James Watson e Francis Crick, “um sucesso particularmente impressionante e altamente promovido no que já era considerada a área da biologia mais bem sucedida e, muitas vezes, mais expansiva como a ‘nova biologia’”, um sucesso que cresceu cada vez mais, “à medida que foram descobertos mais e mais detalhes importantes da replicação, transcrição e tradução de informações genéticas” (BEATTY, 1994, p.

---

<sup>8</sup> Para Loeb, “as respostas certas podem ser encontradas através de análise fisiológica; nada pode ser encontrado no passado evolutivo de qualquer maneira” (BEATTY, 1994, p. 338).

347).

Por sua vez, Mayr, Dobzhansky e Simpson “não se queixaram apenas de disparidades de status e financiamento” mas, “tentaram realmente competir com os biólogos moleculares [...] e pelo apoio da fundação e perderam” (BEATTY, 1994, p. 349). Segundo Beatty (1994, p. 348-349) a Fundação Rockefeller, e seus representantes, com os quais os três se encontravam regularmente numa tentativa de conseguir maior apoio para a biologia evolutiva e a sistemática, no início dos anos cinquenta, “usou seus poderes de patrocínio para tentar reformar a biologia através da aplicação de técnicas da física e da química”. Dado o objetivo da fundação, é desnecessário dizer que os três não conseguiram o apoio financeiro que almejavam.

Esse é o contexto em que Mayr reencontra a distinção próximo-remoto, no ano de 1954, em meio às “suas preocupações e esforços” quanto “ao status decrescente da biologia evolutiva em relação à biologia molecular”; foi nesse momento que Mayr, enquanto aceitava um cargo em Harvard, “leu o manuscrito de Lack, no qual a distinção próximo-remoto foi tão proeminente” (BEATTY, 1994, p. 349). Dessa forma, Mayr aproveita a oportunidade “para garantir o lugar da biologia evolutiva na biologia do futuro, um lugar que [ele] temia estar sendo ameaçado pelo sucesso da biologia molecular”, passando a utilizar a distinção próximo-remoto em conferências e correspondências, “para argumentar que há mais para a biologia do que o estudo de causas próximas” (BEATTY, 1994, p. 349).

Nessa época, em que Mayr acreditava que a biologia estava passando por um período “marcado por uma concepção unilateralmente reducionista” ele redescobriu na dicotomia originalmente empregada por Thomson e Baker uma ferramenta útil com a qual continuou a trabalhar nos anos cinquenta e sessenta, para lembrar a todos do meio acadêmico que “a biologia molecular era apenas parte da biologia” (BEATTY, 1994, p. 350-351). Como veremos mais adiante, a distinção consagrada por Ernst Mayr tem um papel muito importante na arguição de que a biologia é sim, uma ciência autônoma. É Mayr quem estabelece, como nenhum outro autor antes dele, uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas.

## 5 ENTÃO, ONDE SITUAR A ECOLOGIA?

As contribuições fundamentais para o surgimento e o desenvolvimento da ecologia surgiram em áreas distintas do conhecimento (ÁVILA-PIRES, 1999) como da fitogeografia, climatologia, geologia, ou certas disciplinas interiores à botânica”, como por exemplo, “paleobotânica [e] fisiologia vegetal (ACOT, 1990, p. 21).

Embora nada conste na literatura sobre o currículo de ecologia ou a autoria do nome dessa disciplina, em 1858 a ecologia já era disciplina curricular nos Estados Unidos, fato evidenciado em uma carta escrita pelo naturalista Henry David Thoreau ao seu primo George Tatcher, em 1º de janeiro do mesmo ano, na qual dizia: “Mr. Hoar<sup>9</sup> ainda está em Concord, cursando Botânica, *Ecologia*, etc [...]”. (KORMONDY, 1969, p. viii apud AVILA-PIRES, 1999, p. 17, grifo nosso).

Em 1859, de acordo com Ávila-Pires (1999, p. 17), “Charles Darwin chamava a atenção para a importância de um tema que viria a ser definido como o objetivo da ecologia e enunciava sua definição, sem, no entanto, propor um nome para o que seria uma nova disciplina”, como demonstra o seguinte trecho de *A origem das espécies*: “Tenha-se em mente como são infinitamente complexas e ajustadas as relações mútuas de todos os organismos entre si e com as condições físicas de existência” (DARWIN, [1859] 2004, p. 93-94). Porém, para Acot (1990, p. 28) embora seja “tentador ligar estreitamente o movimento histórico da constituição da ecologia ao darwinismo<sup>10</sup>”, tal proposição suscita vários problemas, pois “[...] trata-se de uma filiação *historicamente* falsa: nem Lyell, nem Darwin, nem Haeckel (que, entretanto, cunha em 1866 o vocábulo ‘ecologia’), desempenham um papel importante no processo histórico real de constituição da ecologia” (ACOT, 1990, p. 6, grifo do autor).

Até 1890, todos os estudos que culminaram no surgimento da ecologia tratavam dos “agrupamentos vegetais” ou então de questões sobre “adaptação das plantas ao meio externo”, numa “abordagem

---

<sup>9</sup> Conforme Ávila-Pires (1999), Mr. Hoar era vizinho e companheiro de viagem de Henry David Thoreau.

<sup>10</sup> Thomas Henry Huxley foi o primeiro a se referir às ideias de Darwin como *Darwinismo* (1864). Anos mais tarde, em 1889, Alfred Russel Wallace publicou um livro intitulado *Darwinismo*. Porém, desde 1860, nenhum deles usou o termo com o mesmo sentido (MAYR, 2006). A palavra pode ter significados um pouco diferentes em cada país, bem como para um biólogo evolutivo moderno, um lamarkista ou um teólogo (MAYR, 2006).



simplesmente *descritiva* das relações entre os organismos e o seu meio ambiente” (ACOT, 1990, p. 21-22, grifo do autor). A primeira abordagem experimental foi feita por Gaston Bonnier, que durante seis ou sete meses, sob condições de temperatura e luz constantes, cultivou flores para descobrir qual a influência que a luz elétrica tinha sobre sua forma e estrutura (ACOT, 1990, p. 22). Além de ilustrar como iniciou a via experimental nas pesquisas de caráter ecológico, esse exemplo deixa claro a corrente constitutiva da ecologia: “uma problemática das relações vegetação-meio ambiente abiótico [...], saída da geografia botânica” (ACOT, 1990, p. 22).

No entanto, “o vocábulo *oekologie* foi inventado, em 1866, por um dos mais ardorosos discípulos de Charles Darwin: Ernst Haeckel”, e desde então, muitos erros são cometidos acerca do contexto, datas e referências em que o termo aparece na obra do biólogo alemão (ACOT, 1990, p. 27). Segundo Ávila-Pires (1999, p. 18), “em 1866 [...] Ernst Haeckel propôs o nome de ‘*oecologia*’ para o estudo da economia e das relações dos animais e plantas com o ambiente”. Ele “caracterizou a ecologia como ‘a teoria da economia da natureza’, mas deixou em grande parte aberta a questão, qual o nível de organização em que a economia da natureza pode ser investigada de forma mais proveitosa” (HAILA, 1989, p. 237).

Na sua obra *História da Ecologia*, Acot (1990, p. 24) faz dois questionamentos muito pertinentes:

como Ernst Haeckel pôde batizar uma disciplina científica nova *sem ter tido influência no movimento de sua constituição?* E de forma mais geral, qual é a natureza exata das relações potencialmente existentes entre o darwinismo e o nascimento da ecologia?

Para responder essas perguntas, precisamos fazer uma breve análise de como o termo aparece na obra de Ernst Haeckel. De acordo com Stauffer (1957, p. 140),

quando Haeckel propôs ecologia, ele a discutiu como uma área da biologia e classificou-a como parte da fisiologia das relações, mas não a definiu de modo objetivo. O termo ecologia apareceu pela primeira vez em uma nota de rodapé na página oito do primeiro volume. Aqui Haeckel o introduziu como um substituto para o uso arbitrariamente restrito do termo “biologia” e explicou ecologia como sendo a ciência da economia, dos hábitos, das relações externas dos organismos entre si [...].

Stauffer (1957, p. 140) destaca que é somente na parte final do segundo volume de sua obra *Generelle Morphologie*, “[...] quando ele começa a discutir o conceito de evolução de Darwin, é que Haeckel apresenta uma concepção mais ampla do termo”:

por ecologia nós entendemos toda a ciência das relações do organismo com o ambiente, incluindo, de maneira geral, todas as ‘condições de existência’. Estas são de natureza em parte orgânica e em parte inorgânica; ambas, como mostramos, são da maior importância para a forma dos organismos, porque os forçam a se adaptarem. Entre as condições inorgânicas às quais todos os organismos devem adaptar-se pertencem, em primeiro lugar, as propriedades físicas e químicas de seu hábitat, o clima (luz, calor, condições atmosféricas de umidade e eletricidade), os nutrientes inorgânicos, a natureza da água e do solo, etc. (HAECKEL, 1866, p. 286-287 apud ÁVILA-PIRES, 1999, p. 18-19)

Em 1868, Haeckel propõe uma terceira definição para o vocábulo, unindo “a tradição biogeográfica à da economia da natureza”:

a ecologia ou distribuição geográfica dos organismos (...) a ciência do conjunto das relações dos organismos com o mundo exterior ambiente, com as condições orgânicas da existência; o que se chamou de economia da natureza, as mútuas relações de todos os organismos vivos num único e mesmo lugar, sua adaptação ao meio que os cerca, sua transformação pela luta para viverem, sobretudo os fenômenos do parasitismo etc (HAECKEL, 1874, p. 637 apud ACOT, 1990, p. 28).

No ano seguinte, em uma conferência, Haeckel propõe uma quarta definição, explicitamente encadeada ao darwinismo (ACOT, 1990, p. 28):

por ecologia, entendemos o corpo do saber concernente à economia da natureza – o estudo de todas as relações do animal com seu meio ambiente inorgânico e orgânico; isso inclui, antes de mais nada, as relações amigáveis ou hostis com os animais e as plantas com os quais entra, direta ou indiretamente, em contato – numa palavra, a ecologia é o estudo dessas interpelações complexas às quais Darwin se refere pela expressão de condições da luta pela existência.

Serrelli e Tëmkin (2016, p. 227) também pontuam que “a noção de Haeckel sobre a economia da natureza derivava diretamente da obra de Darwin”; ambos “eram expoentes de uma visão madura e unificada da economia da natureza, a luta pela existência, adaptação e descendência com modificação”, visão esta, que possibilitava a “consideração mais completa das relações na natureza”.

O quinto e último conceito data de 1874, na obra *Anthropogénie*:  
o conjunto das relações tão variadas dos animais e das plantas, de suas relações com o mundo externo, tudo o que concerne à ecologia dos organismos, por exemplo, os fatos tão interessantes do parasitismo, da vida em família, dos cuidados com a ninhada e com o socialismo etc., tudo isso não poderia ser explicado simples e naturalmente senão pela teoria da adaptação e hereditariedade (HAECKEL, 1877, p. 76 apud ACOT, 1990, p. 28).

De fato, para Caponi (2011c, p. 105), quando Haeckel cunhou o vocábulo ecologia,

os conhecimentos que hoje chamaríamos ecológicos eram realmente escassos e não iam muito mais além de algumas correlações gerais entre fatores físicos e formas orgânicas como as que Humboldt (1805) havia assinalado em seu *Ensaio sobre a geografia das plantas*.

Tanto é, que “os biólogos das plantas [botânicos] foram os primeiros a definir a linha de pesquisa que herdaria o nome de ‘ecologia’” (SERRELLI; TËMKIN, 2016, p. 228). Além disso, “tampouco existiam métodos padronizados para produzi-los e legitimá-los”, o que contribuía para que os conhecimentos daí surgidos “fossem considerados como o débil e questionável produto de registros ocasionais pouco confiáveis”; assim, eram poucos, como Henry Bates e Fritz Müller, os que se aventuravam nesse novo campo do conhecimento (CAPONI, 2011c, p. 105). Para o mesmo autor, “por essa razão, na segunda metade do século XIX, o lugar privilegiado da história natural continuou sendo o museu” e o domínio de estudos que nos fins desse mesmo século “começava a ser designado com esse nome [de Ecologia], em geral, se aproximava mais a uma fisiologia de extramuros do que aos estudos sobre mimetismo de Bates, Müller e Poulton” (CAPONI, 2011c, p. 135). Nesse sentido, “tanto Haeckel como Gegenbaur, Florentino Ameghino, ou qualquer outro dos tantos obreiros do programa filogenético esparramados pelo mundo, foram tão naturalistas de museu como o havia sido Cuvier” (CAPONI, 2011c, p. 105). Stauffer (1957) ressalta ainda que, apesar de ter criado o

termo “ecologia”, Haeckel nunca fez nenhuma contribuição para que ela se desenvolvesse. Essa foi a perspectiva que perdurou nas primeiras décadas do século XX. Conforme Ávila-Pires (1999, p. 88),

no final do século XIX e início do século XX, a ênfase dos pioneiros da ecologia centrou-se na importância dos estudos de fisiologia e na tentativa de implantação da metodologia experimental para o estudo das respostas das plantas e animais à ação direta dos fatores ambientes, em particular, do ambiente físico. Esse movimento tem duas explicações possíveis: emprestava à nova disciplina maior respeitabilidade científica pela introdução de métodos quantitativos e permitia a verificação experimental de hipóteses, o que as especulações da zoogeografia ou da fitogeografia históricas não alcançavam.

Contudo, para Berry (1987), é na Alemanha e Estados Unidos que a ecologia esteve mais fortemente enraizada com a fisiologia, ao passo que na Inglaterra o que prevalecia era a biologia de campo<sup>11</sup>. Ele cita os exemplos de Charles Darwin, o qual “foi capaz de formular suas idéias e convencer seus colegas por causa do seu conhecimento e respeito pela natureza; Arthur Tansley e especialmente Charles Elton considerava o tema da ecologia que tanto fez a fundar, como ‘história natural científica’” (BERRY, 1987, p. 18). Fernandez (2011, p. 118) comenta que “para muitos, ou pelo menos para os ingleses, o pai da Ecologia acadêmica foi Charles Elton”, porém, “os americanos preferem atribuir tão honrosa paternidade à George Evelyn Hutchinson. Patriotismos à parte, a maioria dos historiadores concorda que pelo menos o ramo que conhecemos hoje como ecologia de populações nasceu com Elton”. Segundo Petry (2010, p. 104), “o cenário encontrado por Elton no início de sua carreira [por volta de 1920] era composto, na sua maioria, por botânicos e zoólogos muito preocupados em diferenciações taxonômicas, atributos fisiológicos e características do hábitat ocupado pelos organismos”.

---

<sup>11</sup> Já, na França, conforme Ávila-Pires (1999, p. 89) “a ecologia tardou a encontrar adeptos”, devido “à simpatia pelo lamarckismo e à resistência à adoção de um termo proposto por um darwinista. Quando aconteceu, já no final do século XIX, foi através de sociedades científicas regionais”. Reproduzimos aqui o que afirma Ávila-Pires, embora, se adotarmos a argumentação de Acot (1990) isso seja muito questionável: se Darwin, historicamente, não influenciou o movimento de constituição da Ecologia, não faz diferença ser um darwinista ou lamarckista, como veremos adiante.

Ao ressaltar o que diz Ávila-Pires (1999, p. 91) sobre os ecólogos, que por um longo período foram “primariamente botânicos ou zoólogos”, é necessário mencionar quão certo estava Thomas Huxley:

[...] desde a publicação e em razão da publicação de *A Origem das Espécies*, os conceitos fundamentais e os objetivos dos estudiosos da Natureza viva foram totalmente mudados. Daquela obra surgiu uma grande renovação, uma verdadeira *instauratio magna* das ciências zoológicas e botânicas (HUXLEY, 2006, p. 143, grifos do autor).

Para Mayr (2008, p. 280)

com a derrocada da teologia natural em meados do século XIX e, de forma mais generalizada, com o cientificismo cada vez mais forte, uma história natural descritiva já não era mais adequada. A história natural precisava se tornar explanatória. Ela continuou a fazer o que fizera sempre – observar e descrever – mas, ao aplicar outros métodos às observações (comparação, experimento, conjecturas, teste de teorias explicativas), acabou por se transformar na ecologia.

Algo estava começando a mudar na história natural e no ofício de um naturalista, e as correspondências que começaram a circular entre Charles Darwin e Fritz Müller – este que possivelmente pode ser considerado o primeiro naturalista no sentido moderno da palavra, como veremos adiante – evidenciam essa mudança (CAPONI, 2006a; 2006b; 2011c). Em carta de 20 de setembro de 1865, Darwin escreve para Fritz Müller: “[...] Não lhe parece, muitas vezes, que a História Natural tornou-se extremamente interessante através dos pontos de vista que nós sustentamos. [?] Isto me ocorreu frequentemente quando estava lendo o seu trabalho [...]” (Disponível em: [www.darwinproject.ac.uk/entry-4895](http://www.darwinproject.ac.uk/entry-4895) Acesso em: 05/02/2018).

Ao que, em 05 de novembro de 1865, Fritz Müller responde:

você perguntou se a História Natural não se tornou excepcionalmente interessante através das opiniões que nós dois sustentamos. Com certeza! Desde que li o seu livro sobre *A origem das espécies*, e fui convertido aos seus pontos de vista, muitos fatos que eu costumava ver com indiferença tornaram-se bastante notáveis, outros que antes pareciam esquisitices sem sentido adquiriram grande

importância e, portanto, o semblante de toda a Natureza foi transformado. Eu nunca serei capaz, por essa razão, de expressar plenamente a minha profunda gratidão ou a grande obrigação que sinto para com você (Disponível em: [www.darwinproject.ac.uk/entry-4929a](http://www.darwinproject.ac.uk/entry-4929a) Acesso em: 05/02/2018).

Embora alguns lamentem a entrada da história natural em Ecologia, como o faz Peters (1980 apud BERRY, 1987, p. 25) ao expressar que ela torna a ecologia “desnecessariamente complexa e necessariamente não-científica”, para Berry (1987, p. 27), “a natureza ‘existe’, isto é fato objetivo, a história natural é a conscientização e descrição da natureza e ecologia é a sua análise e racionalização. Ecologia depende da história natural”. Berry ainda afirma que (1987, p. 26-27): “[a teoria da] evolução por seleção natural não foi construída por um biólogo de armário ou qualquer forma de teórico”, mas por alguém curioso, apaixonado e devotado à história natural; e “a história natural científica envolve entusiasmo e encantamento”.

De acordo com Caponi (2011c, p. 145) “a padronização da linguagem com a qual descrever as condições em que os seres vivos desenvolvem suas existências nunca havia sido uma necessidade para os naturalistas de campo anteriores à revolução darwiniana”, pois o foco de trabalho desses naturalistas dispensava o conhecimento e a observação dos seres vivos na natureza. Este mesmo autor diz: “apesar de que os naturalistas darwinianos que trabalharam na senda aberta por Henry Bates já representavam um distanciamento desse modelo, foi na ecologia onde realmente se afirmou a figura do naturalista moderno” (CAPONI, 2011c, p. 145), assim definido por Grant (2000, p. 4):

o naturalista moderno pode, portanto, ser caracterizado basicamente como um explorador e testador de ideias evolutivas e ecológicas que são desenvolvidas para revelar e explicar regularidades na natureza: tanto na estrutura genética, quanto na estrutura fenotípica, e na função ecológica e comportamental mais do que na função fisiológica.

À primeira vista, parece correto afirmar, como o faz Mayr (2008, p. 279) que “qualquer coisa de que se ocupe o naturalista – história de vida, comportamento reprodutivo, parasitismo, combate a inimigos e assim por diante – é automaticamente de interesse do ecólogo”. Mas, devemos ter cuidado com essa ideia; embora o naturalista viajante pudesse ser considerado “um mediador entre a natureza e o museu” (CAPONI, 2011c, p. 107), é necessário resistir à tentação de querer

enxergar nesses naturalistas “ecólogos de campo *avant la lettre*” (CAPONI, 2006a, p. 34; 2006b, p. 140), uma vez que muito pouco nos seus trabalhos ou tarefas se aproxima da definição de Grant acima citada. É preciso ressaltar, também, que embora “hoje seja possível considerar o darwinismo como uma teoria ecológica da evolução das espécies, daí não se segue que possa considerar-se legitimamente a ecologia de fins do século XIX como uma teoria darwiniana das relações entre o vivente e seu meio” (BATES, 1960, p. 547; LEDESMA MATEOS, 2000, p. 566 apud CAPONI, 2011c, p. 135).

Esse último ponto que acabamos de descrever é fundamental: “se nas primeiras décadas do século XX todos os ecólogos importantes prestam formalmente homenagem a Darwin, eles [Warming, Schimper, Cowles, Adams, Clement e Shelford] *quase não utilizam* seus trabalhos” (ACOT, 1990, p. 29, grifos do autor). Se é fato que a publicação de *A origem das espécies* mudou a maneira fundamental de interrogar o vivente, como afirmamos anteriormente, também é fato significativo que Darwin nunca tenha utilizado o vocábulo ecologia, nem em sua obra, nem “quando prefaciou a [obra] de Herman Müller, *The fertilization of flowers*, quando era o momento ou nunca mais” (ACOT, 1990, p. 29).

O problema está em argumentar que a ecologia do fim do século XIX deriva da corrente darwiniana, uma posição ainda hoje dominante (ACOT, 1990, p. 29). Mayr (2008), dentre muitos outros, sustenta essa visão. Ele diz que a primeira influência para o desenvolvimento da disciplina da Ecologia foi o fisicalismo:

o alto prestígio da física como ciência explicativa conduziu a esforços para reduzir os fenômenos ecológicos a fatores puramente físicos. Isso começou com a geografia vegetal ecológica de Alexander von Humboldt (1805) [...] (MAYR, 2008, p. 280)

Para em seguida, enfatizar que a publicação de *A origem das espécies* “foi a segunda maior influência sobre a ecologia”, afirmando que depois de Darwin, todas as adaptações fisiológicas e comportamentais dos organismos – para seus modos especializados de vida ou para os ambientes especializados nos quais eles vivem – passaram a ser corretamente consideradas de interesse da ecologia (MAYR, 2008, p. 281).

Ainda poderíamos citar autores como Ávila-Pires (1999), Keynes (2004), Ghiselin (1992) que compartilham desta mesma opinião. Bowler (1992, p. 297) destaca que “Darwin é importante para a história das ciências ambientais, porque a sua teoria chamou a atenção para o

problema de como as espécies se adaptam ao seu ambiente”. No entanto, a corrente biogeográfica, que de fato origina a ecologia e a corrente darwiniana só irão se encontrar “nas primeiras décadas do século XX, muito tempo depois de a ecologia ter sido constituída, por inteiro, como disciplina da biologia” (ACOT, 1990, p. 29). Enquanto o pensamento dos biogeógrafos está voltado “aos grupamentos de forma não sistemática, [...] Darwin considera as transformações de indivíduos ou de populações uniformes”, acontecendo o mesmo “quando ele aborda os mecanismos coevolutivos” (ACOT, 1990, p. 30).

Além disso,

Darwin pensava na adaptação das espécies às novas condições dos meios externos através dos mecanismos de seleção das variações favoráveis, enquanto os pré-ecólogos estudavam as consequências da ação desses mecanismos (ACOT, 1990, p. 30).

Ou seja, para Acot (1990, p. 30) enquanto “Darwin estudava processos, os pré-ecólogos se inclinavam sobre situações”, e esse é o aspecto que permite esclarecer porque não fazia a mínima diferença um pré-ecólogo ser lamarckiano ou darwinista, bem como o motivo de eles não utilizarem os trabalhos de Darwin, que permaneceram alheios também aos ecólogos do século XX. O mesmo autor afirma que outro ponto, uma diferença aparentemente trivial, deve ser considerado: “A *origem das espécies* é essencialmente zoológica, sendo a concorrência vital mais espetacularmente evidente no mundo animal, enquanto os pré-ecólogos são quase que exclusivamente botânicos” (ACOT, 1990, p. 31).

No entanto, Acot (1990, p. 31) esclarece que essa abordagem não trata de contestar o papel imenso que a revolução darwiniana desempenhou na ordenação da biologia do fim do século XIX, pois ela a unificou no cadinho de uma problemática que, bem ou mal, marcou todas as disciplinas que a constituem.

Desse ponto de vista, diz Acot (1990, p. 31) “parece-me inegável o fato de que o darwinismo contou, necessariamente, no trabalho de cada biólogo, a partir dos anos 1860”. Assim, também não surpreende que o vocábulo “ecologia” tenha sido inventado por Haeckel, cuja intenção, que perpassa toda a sua obra, “foi a de propor a reorganização, em bases darwinianas, de uma biologia em estado de crise desde 1859”. Como lembra Mayr (1998, p. 91) “Haeckel [...] foi talvez o primeiro [biólogo] a objetar vigorosamente a noção de que toda ciência devia ser como a ciência física, ou baseada na matemática”, insistindo que a biologia



evolutiva é uma ciência histórica, assim como a paleontologia, a embriologia e a filogenia.

Para Serrelli e Tëmkin (2016, p. 227)

nos anos seguintes, desde Darwin e Haeckel, uma lacuna disciplinar entre ecologia e evolução começou a se expandir, até o ponto de desenvolvimento de dois campos científicos isolados que compartilhavam pouco em termos de objetivos e metodologias acadêmicas.

De acordo com Mayr (1998, p. 145) “a ecologia permaneceu por bastante tempo estática e descritiva: milhares de escritos, tratando literalmente do número de espécies e de indivíduos, dentro de determinada área bem delimitada”. Tanto é, que a palavra ecologia aparece pela primeira vez em 1895, num tratado de geobotânica, de autoria do botânico dinamarquês Eugen Warming, que Acot (1990, p. 32) considera “o fundador da ecologia”, pois ele estabeleceu as bases teóricas da disciplina. Haila (1989, p. 237) concorda, embasado no trabalho de Coleman, que Warming “teve um grande impacto no desenvolvimento de uma geografia de plantas ecologicamente orientada (sinônimo de ecologia da comunidade vegetal em termos modernos)”. É claro que outros nomes podem ser citados, como o de Schimper, que inaugura a ecologia do século XX na senda das potencialidades e desdobramentos dos trabalhos de Warming; ambos “edificaram uma ecologia estática”, enquanto as bases de uma ecologia dinâmica foram lançadas pelos norte-americanos, especialmente, Clements e Cowles (ACOT, 1990, p. 38).

Posteriormente, como afirmam Serrelli e Tëmkin (2016, p. 230), em meados da década de 1950, “a ecologia se separou ainda mais em ecologia funcional, estudando distribuições de espécies e suas causas, e ecologia de comunidades, lidando com a estrutura, variação e mudança” das mesmas. Alguns ecólogos, como Andrewartha e Birch (1954) rejeitavam a ecologia de comunidades, defendendo que uma explicação ecológica poderia sim, ser completa, levando-se em conta apenas aspectos fisiológicos e comportamentais dos seres vivos (ORIAN, 1962), em conjunto com “as características físicas e climáticas dos ambientes” (SERRELLI; TËMKIN, 2016, p. 233). Dentre muitos outros ecólogos, Andrewartha e Birch acreditavam que “uma teoria geral e satisfatória da ecologia pode e deve ser construída sem recorrer ao pensamento e aos conceitos evolutivos. (ORIAN, 1962, p. 258).

Por outro lado, Lack (1954) defende uma ideia oposta: “a característica distintiva de sua abordagem à ecologia é uma ênfase na necessidade de reconhecer a distinção entre fatores próximos e remotos”,

acreditando que as causas remotas “fornecem a chave para a compreensão das atuais adaptações da população, Lack orienta sua própria pesquisa para a elucidação de mecanismos evolutivos em ecologia” (ORIAN, 1962, p. 258-259). As implicações dos posicionamentos, tanto de Lack como de Andrewartha e Birch, considerando a distinção próximo-remoto serão discutidas mais adiante, na seção seis, “Experimentos em Ecologia”.

Atualmente, considerando a complexidade dos sistemas biológicos, a atenção dos pesquisadores dirige-se a níveis de organização muito diferentes, e no que diz respeito ao campo da Ecologia, de acordo com Dajoz (2005, p. V), esses níveis são cinco: “os organismos, as populações e as comunidades, as biocenoses e os ecossistemas, as paisagens e, finalmente, o conjunto da biosfera”. Diferentemente de Dajoz (2005) e Ricklefs (2015) que adotam praticamente as mesmas abordagens para definir as várias perspectivas em que os ecólogos estudam a natureza, para Begon, Townsend e Harper (2007, p. IX, grifos dos autores) o mundo vivo pode ser encarado como uma hierarquia biológica”, sendo de interesse da ecologia os níveis do “*organismo* individual, *população* (formada por organismos da mesma espécie) e *comunidade* (que consiste em um número maior ou menor de populações)”. Quanto aos organismos, a ecologia procura responder como eles são afetados e, ao mesmo tempo, afetam o ambiente, predominando a abordagem fisiológica; já, no nível de população, interessa saber “a presença ou ausência de determinadas espécies, [...] sua abundância ou raridade e [...] tendências e flutuações em seus números; por último, “a ecologia de comunidades trata da composição e organização das comunidades ecológicas” (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. IX).

De fato, “a ecologia carrega consigo uma vasta gama de outros campos da ciência [...]”, alguns deles englobado ou se sobrepondo

à geologia, geografia, climatologia, ciência do solo, biologia evolutiva, genética, estatística e a outros ramos da matemática, da sistemática, do comportamento, da fisiologia, da biologia do desenvolvimento, da biologia molecular e da bioquímica (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 11).

Porém, alguns ecólogos “têm uma concepção mais restritiva de sua ciência que limitam ao estudo dos ecossistemas. Consideram o estudo das populações como uma disciplina distinta e excluem a ecologia dos organismos ou a autoecologia, que se identifica com a fisiologia e a

biogeografia” (DAJOZ, 2005, p. V). No entanto, há consenso quanto a argumentação de Gurevitch, Scheiner e Fox (2009) que afirmam que para compreender o pensamento ecológico, a biologia evolutiva desempenha um papel essencial, pois ela estuda os fenômenos ecológicos relacionados à evolução, e “todos os biólogos são unânimes em reconhecer na evolução dos organismos um processo fundamental sem o qual a compreensão do mundo vivo seria impossível” (DAJOZ, 2005, p. 210). Orians (1962, p. 261) chamava atenção, no ano de 1962, para o fato de que “a evolução parece ser a única teoria real da ecologia”. Nesse mesmo artigo, *Natural selection and ecological theory*, Orians batiza a “ecologia evolutiva, que até então, não era reconhecida como um campo de estudo distinto, “embora Darwin seja considerado o primeiro ecólogo evolutivo antes da divisão” entre ecologia funcional e ecologia evolutiva (SERRELLI; TÊMKIN, 2016, p. 233).

Essa é uma das diretrizes que Robert Ricklefs (2015) utiliza para ensinar ecologia, desde a primeira edição do seu livro *A economia da natureza* em 1976 até a presente. De acordo com suas palavras (RICKLEFS, 2015, p. XIX), a primeira diretriz “é uma sólida base em história natural”, pois, “quanto mais soubermos sobre habitats e seus organismos, melhor poderemos compreender como os processos ecológicos e evolutivos moldaram o mundo natural”; a segunda é a “apreciação do organismo como a unidade fundamental da Ecologia”, uma vez que “a estrutura e a dinâmica das populações, comunidades e ecossistemas expressam as atividades e interações dos organismos nelas contidos”; por fim, a terceira diretriz é “a posição central do pensamento evolutivo no estudo da ecologia”, pois, “as qualidades de todos os sistemas ecológicos expressam as adaptações evolutivas de suas espécies componentes”.

Também para os autores Cain, Bowman e Hacker (2018, p. xiii) as conexões da evolução “com a ecologia são muito fortes”, mas são tratadas separadamente na maioria dos livros-texto de ecologia, que “geralmente apresentam a evolução quase como se ela fosse um assunto à parte”. Para superar tal abordagem, os autores elaboraram o capítulo seis, “dedicado à descrição dos efeitos conjuntos da ecologia e da evolução” em um nível populacional. E assim poderíamos prosseguir, exemplificando como atualmente os ecólogos consideram a evolução fundamental para explicar os fenômenos ecológicos, o que certamente, nem sempre foi assim, a ponto de a frase de Orians, em 1962, soar dramaticamente, numa época em que para ele e outros ecólogos evolutivos, “a fenomenologia evolutiva teve que ser integrada na teoria da ecologia ao invés de ser invocada ao

acaso como uma estrutura explicativa acessória” (SERRELLI, 2016, p. 233).

Para tentar responder a todas as questões que permeiam o mundo vivo, nessa interação constante e peculiar entre milhões de organismos geneticamente distintos e o ambiente abiótico, os ecólogos, primeiramente descrevem os fenômenos biológicos para posteriormente explicá-los ou compreendê-los, frequentemente também, tentam “*prever* o que acontecerá a um organismo, a uma população, a uma comunidade ou a um ecossistema sob um conjunto determinado de circunstâncias: com base nestas previsões, procuramos *controlar* a situação” (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. X, grifos dos autores). Por exemplo, tenta-se minimizar os efeitos negativos dos gafanhotos prevendo quando eles provavelmente ocorrem e tomando as atitudes apropriadas. Tenta-se proteger as lavouras prevendo quando as condições serão favoráveis a elas e desfavoráveis para seus inimigos. Tenta-se preservar espécies ameaçadas propondo a política de conservação adequada. Precisa-se conservar a biodiversidade mantendo os ‘serviços’ dos ecossistemas, tal como a proteção da qualidade química das águas naturais (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. X).

Além de afirmar que as previsões mais confiáveis são sempre aquelas em que se pode explicar o que está acontecendo e por isso, a modelagem matemática tem sido uma grande aliada da ecologia, esses mesmos autores reiteram que não devemos esquecer que estamos utilizando modelos para elucidar questões sobre sistemas naturais. Mais importante ainda, “é perceber que, em biologia, existem duas classes diferentes de explicação: as explicações próximas e as remotas<sup>12</sup> (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. X). Por exemplo”, as causas próximas da “distribuição e a abundância atuais de uma determinada espécie de ave podem ser ‘explicadas’ em termos do ambiente físico que

---

<sup>12</sup> O tradutor da introdução do livro usou o termo “distantes”, em vez de “remotas”. Acreditamos que isso seja um equívoco, e que – essa é só uma especulação – ele não esteja familiarizado com a distinção proposta por Ernst Mayr: *proximate-ultimate*, pois é a primeira vez que nos deparamos com a palavra “distantes” em toda a literatura em língua portuguesa que realizamos sobre o assunto. O mesmo não se pode supor dos autores Begon, Townsend e Harper, que utilizam, inclusive, exemplos sobre a distribuição e a abundância de aves para ilustrar essas causas. Em todas as citações que fizemos da obra, substituímos o termo “distantes” por “remotas” e acreditamos que, talvez, se ficássemos todos de acordo e falássemos de “causas evolutivas” isso tornaria as coisas mais claras.

ela tolera, do alimento que ela consome e dos parasitos e predadores que a atacam”, enquanto a explicação das causas remotas pretende responder a pergunta “como essa espécie de ave adquiriu essas propriedades que atualmente parecem governar sua vida [?]; uma questão que só pode ser esclarecida “mediante uma explicação em termos evolutivos” (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. X). Ou seja, “a explicação remota da distribuição e da abundância atuais dessa ave encontra-se nas experiências ecológicas de seus ancestrais” (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. X).

Para Begon, Townsend e Harper (2007, p. X) “em ecologia, existem muitos problemas que demandam explicações evolutivas, remotas”, como por exemplo: “‘Como os organismos passaram a ter determinadas combinações de tamanhos, taxa de desenvolvimento, rendimento reprodutivo, etc.’”; ou ainda, “‘Por que os predadores adotam determinados padrões de comportamento de forrageio?’ [...] Por que as espécies coexistentes são muitas vezes semelhantes, mas raramente as mesmas?’. Os autores enfatizam que esses são problemas que “fazem parte da ecologia moderna tanto quanto a prevenção de pragas, a proteção de lavouras e a preservação de espécies raras” e, “na busca do conhecimento, devemos combinar tanto as explicações próximas quanto as remotas”. Dito isto, é importante lembrar que também acreditamos e defendemos este argumento, que é o objetivo geral desta tese: assinalar e estabelecer com clareza a distinção entre ecologia evolutiva e ecologia de populações, porque isso permitirá um melhor entendimento epistemológico da estrutura das ciências biológicas, além de evitar confusões e polêmicas estéreis surgidas de uma incompreensão da distinção entre ambos os campos de estudo ecológicos.

## 5.1 ECOLOGIA DE POPULAÇÕES

Quando Darwin percebeu que “a luta pela existência era um fenômeno que envolvia os indivíduos e não as espécies” ele passou a adotar, em vez de um pensamento tipológico, um pensamento populacional, e provocou, novamente, uma das revoluções mais fundamentais no pensamento biológico, ao introduzir o conceito de população (MAYR, 1998, p. 544), pois, definitivamente, uma população não pode ser descrita “em termos físicos ou químicos, e isto nos indica que não se trata de sistemas físicos. As populações são sistemas irreduzivelmente biológicos” (CAPONI, 2004, p. 144). Ainda, para Mayr (1998, p. 544) “a adoção do pensamento de população está intimamente

conexa com a rejeição do pensamento essencialista”.

Uma vez que há causas que têm uma história, incorporadas ao sistema através da atuação da seleção natural no decorrer de milhares de gerações (MAYR, 1961), para que se conheça a evolução, “o estudo das populações é muito importante”, pois “todas as formas de evolução, e em particular a seleção natural, se dão em biopopulações. Assim, tudo que diz respeito às populações interessa aos biólogos evolutivos” (MAYR, 2009, p. 147), algo que discutiremos detalhadamente na subseção “Pensar nas populações como linhagens”.

Os livros-texto de ecologia adotam os seguintes conceitos para o termo: “define-se população como qualquer grupo de organismos da mesma espécie que ocupam um espaço particular e funcionam como parte de uma comunidade biótica” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 225). Por sua vez, esses mesmos autores, definem uma comunidade biótica “como um conjunto de populações que funciona como uma unidade integrativa por meio de transformações metabólicas co-evoluídas em uma área determinada de um hábitat físico” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 225). É preciso mencionar que a insatisfação de muitos ecólogos quanto as comunidades serem seu objeto de estudo, foi o que contribuiu para que a população obtivesse “gradualmente uma posição central na agenda dos ecólogos” (HAILA, 1989, p. 239)

Ricklefs (2015, p. 177) é sucinto: “uma população consiste em indivíduos de uma espécie numa dada área”. Certamente, como afirma Haila (1989, p. 239) existem muitos “problemas inerentes à definição de uma população como uma unidade espaço-temporal”. Por isso, Ricklefs (2015, p. 177) faz uma ressalva importante: “contudo, uma população é mais do que um conjunto de indivíduos”, pois

ela tem integridade como uma unidade organizacional na ecologia porque os indivíduos de uma população se unem para se reproduzir, dessa forma misturando o *pool* genético<sup>13</sup> da população e assegurando sua continuidade através do tempo.

Para Nunney (2001, p. 70), “no mundo real, as populações não são unidades homogêneas; em vez disso, elas desenvolvem uma estrutura interna, criada pelas propriedades físicas do ambiente e as características biológicas das espécies”, e essa estrutura “pode mudar profundamente a evolução de uma população”. Para compreender como isso acontece, e integrar as questões conceituais com os modelos matemáticos da ecologia

---

<sup>13</sup> *Pool* genético, de acordo com Mayr (2006, p. 184) “é a totalidade de genes de uma população ou de uma espécie”.

de populações aos estudos empíricos, o mesmo autor afirma que “é útil reconhecer dois tipos diferentes de estrutura populacional que refletem e influenciam mudanças evolutivas”: a estrutura genética e a “estrutura de proximidade” (NUNNEY, 2001, p. 70). A primeira é definida “como a distribuição não aleatória de genótipos no espaço e no tempo”, e “reflete as diferenças genéticas que se desenvolvem entre os diferentes componentes de uma ou mais populações; a segunda é “definida pelo tamanho e composição do grupo de vizinhos que influenciam a aptidão de um indivíduo” que, por sua vez, pode ser “influenciada por interações intraespecíficas locais”, como por exemplo, “quando os indivíduos competem por algum recurso, eles geralmente não competem igualmente com todos os outros membros da população”, mas, na maioria das vezes, “apenas com alguns dos indivíduos mais próximos” (NUNNEY, 2001, p. 70).

De fato, uma população tem diversas propriedades, que podem ser expressas como variáveis estatísticas, “são propriedades únicas do grupo e não são características dos indivíduos no grupo” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 225). Para Caponi (2004, p. 144-145) é claro que os organismos que compõem uma população “podem ser considerados como sistemas complexos de moléculas submetidos a interações físicas entre eles e com o entorno em geral; mas”, continua ele, “os predicados que os biólogos usam para descrever essas populações não aludem, nem precisam aludir, sequer indiretamente, a essa composição molecular e a essas interações”. Das propriedades que só fazem sentido no âmbito de uma população, podemos citar a “densidade, natalidade (taxa de nascimento), mortalidade (taxa de morte), distribuição etária, potencial biótico e formas de crescimento  $r$  e  $k$ ” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 225).

É importante mencionar, também, que as populações “possuem características genéticas que estão diretamente relacionadas a suas ecologias”, como, “capacidade de adaptação, sucesso reprodutivo e persistência (a probabilidade de deixar descendentes durante longos períodos de tempo)” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 225). Para Singh e Uyenoyama (2004, p. 3) os “parâmetros baseados em genética representam a pedra angular da biologia da população e da genética ecológica, campos que transpõem a genética populacional e a ecologia”.

Ainda, podemos dizer, que uma população “é um sistema que possui propriedades *emergentes* às propriedades dos organismos” (CAPONI, 2004, p. 145), e tais interações entre os níveis de organização – uma das preocupações centrais da biologia de populações – são algo que só agora, “após a invasão da revolução

molecular em toda a biologia evolutiva [...] podem ser exploradas em profundidade” (SINGH; UYENOYAMA, 2004, p. 3). Lewontin (2004, p. 7), ao abordar questões sobre a biologia populacional no seu artigo *Building a science of population biology*, recorda que “há uma longa distinção feita pelos biólogos entre esses fenômenos e explicações que estão no nível dos organismos individuais e suas partes constituintes, e aqueles que estão no nível das populações”. Ele continua, afirmando que “os desenvolvimentos em biologia de nível individual são quase inteiramente motivados por descobertas empíricas anteriores”, devido, em grande parte, aos esforços “mal sucedidos, para criar uma base matemática para eventos moleculares, celulares e fisiológicos” (LEWONTIN, 2004, p. 7). Por outro lado, “a investigação dos fenômenos do nível populacional tem sido quase inteiramente conduzida por teoria”, quer dizer, “foram criados modelos de fenômenos de nível populacional que são então representados como estruturas matemáticas, com formas funcionais específicas, variáveis e parâmetros” (LEWONTIN, 2004, p. 7).

Para o mesmo autor, como os estudos no nível populacional são embasados em modelos específicos, ao contemplá-los é possível perceber “uma característica da ‘biologia da população’ como uma ciência - sua inexistência” (LEWONTIN, 2004, p. 7). Mas, claramente, para Lewontin (2004, p. 19)

os fenômenos no nível das populações são as conseqüências das propriedades dos indivíduos e, por sua vez, essas propriedades são influenciadas pela imersão do indivíduo em um mundo externo que é em grande parte a conseqüência da atividade acumulada e das interações de outros indivíduos.

Tais fenômenos, “resumidos em aptidão física, taxas de crescimento, tamanho da população, estabilidade e taxas de interação interespecíficas são o resultado de interações materiais de organismos vivos” (LEWONTIN, 2004, p. 19). Então, no nível populacional, isso nos permite diferenciar dois conjuntos de problemas: o primeiro refere-se

a genética populacional e evolutiva, cuja problemática é a taxa e a direção da mudança genética dentro das populações e a divergência genética entre as populações consequentes nos fenômenos de segregação genética, padrão de acasalamento, mutação, migração, eventos estocásticos e seleção natural (LEWONTIN, 2004, p. 8).

O segundo conjunto de problemas, explica Lewontin (2004, p. 8)



é referente

à ecologia da população, que se preocupa com as mudanças no tamanho da população e na distribuição etária dentro de uma população como consequência das interações de organismos com o ambiente físico, com indivíduos de sua própria espécie e com organismos de outras espécies.

Historicamente, “a genética e a ecologia populacional foram realizadas independentemente uma da outra e com uma estrutura curiosamente complementar e sem sobreposição” o que, por sua vez, “minimizou o grau em que foram fundidas em uma ciência coerente da ‘biologia populacional’” (LEWONTIN, 2004, p. 8). Para Levins (1966, p. 421), que juntamente com Lewontin elaborou os fundamentos para estabelecer a biologia populacional, esta “deve lidar simultaneamente com a heterogeneidade genética, fisiológica e idade em espécies de sistemas multiespecíficos que mudam demograficamente e evoluem”, considerando “as influências flutuantes de outras espécies em um ambiente heterogêneo”. Para Lewontin (2004, p. 17) a biologia de populações está interessada no “resultado da interação de uma imensa variedade de processos biológicos envolvendo comportamentos e fisiologias individuais que dependem das variações na genética e no meio ambiente em seu sentido mais amplo”.

Essas definições são importantes para que possamos diferenciar, sem confusão, a biologia de populações “do tipo de estudo evolutivo incorporado na ‘genética ecológica’”, que será abordada no tópico seguinte, “cujo objetivo é descrever e medir em uma população natural os padrões reais de acasalamento, migração e reprodução de diferentes genótipos”, além de “fornecer uma base fisiológica, comportamental e ecológica para entender o funcionamento da seleção natural em um caso específico” (LEWONTIN, 2004, p. 8). Para Millstein (2013, p. 350) “tal como acontece com a genética ecológica, a biologia populacional [...] ilustra a forma como a ecologia pode influenciar (e tem influenciado) a genética populacional e vice-versa”, pois, enquanto “a genética ecológica mostrou que o trabalho de campo ecológico poderia ser integrado à genética populacional, a biologia populacional”, por sua vez, “mostrou que os modelos matemáticos de genética populacional e ecologia poderiam ser integrados” (MILLSTEIN, 2013, p. 350).

Por isso, nas décadas de 1950 e 1960, como explica Lewontin (2004, p. 8), “houve um movimento autoconsciente entre os ecólogos e biólogos evolutivos da população para criar uma ciência coerente da biologia populacional”, que resultou na “criação de um conjunto de

pesquisas teóricas e empíricas que reuniram conceitos em ecologia populacional e genética populacional”, tais como a “teoria da evolução dos nichos ecológicos”, de MacArthur e Levins (1967), “e o desenvolvimento bem sucedido de um modelo dinâmico de seleção natural em espécies de reprodução contínua”. Contudo, apesar dos muitos avanços, “esse movimento não se tornou o modelo geral de trabalho em biologia populacional, e as comunidades de ecologistas populacionais e geneticistas populacionais permaneceram” cada qual com seus trabalhos, “em grande parte independentes” (LEWONTIN, 2004, p. 8).

Os modelos utilizados na ecologia de populações, diferentemente da genética de populações, não são incontestáveis matematicamente, o que não surpreende, já que

os organismos são produzidos por organismos pais, de modo que a taxa de crescimento absoluto em números de uma população deve, de igual forma, aumentar linearmente à medida que o tamanho da população aumenta. Mas também é universal que os organismos necessitem de recursos finitos externos para sua reprodução, por isso há uma diminuição compensatória da taxa de crescimento da população com números crescentes à medida que a competição por recursos limitantes aumenta (LEWONTIN, 2004, p. 9).

De acordo com Lewontin (2004, p. 9), pode-se supor que “a taxa de crescimento em números diminui linearmente à medida que o tamanho da população aumenta, então, um tamanho de equilíbrio é alcançado na ‘capacidade de suporte’ do ambiente” em questão. Por exemplo, “em populações de plantas e animais superiores, que têm histórias de vida complicadas e longos períodos de desenvolvimento individual”, provavelmente podem ocorrer “atrasos no aumento da densidade e do impacto dos fatores limitantes”, resultando na necessidade “de períodos mais longos para a natalidade se tornar efetiva” (ODUM; BARRETT, 2007, p. 243).

É claro que aqui estamos aludindo a uma daquelas propriedades populacionais que citamos anteriormente, as formas de crescimento  $r$  e  $K$ , onde  $r$  é a taxa de aumento ‘intrínseca’ expressando a força reprodutiva de um indivíduo e  $K$  é ‘capacidade de suporte’ do ambiente, o máximo para o qual a população pode crescer devido à competição por um recurso limitante (LEWONTIN, 2004, p. 13).

É importante lembrar que “os modelos clássicos de crescimento

populacional e co-determinação de números em espécies que interagem foram construídos a partir de simples generalizações da maneira como se supõe que os organismos interagem”, ou seja, “os organismos produzem organismos a uma taxa determinada pelo meio ambiente, mas também competem por recursos escassos” (LEWONTIN, 2004, p. 13). Outro desafio para os modelos em ecologia de populações, conforme o mesmo autor, sobre a visão predominante nesse campo de estudos “é que os organismos e suas populações evoluem como consequência de seu estado e do estado do meio ambiente, mas os ambientes mudam independentemente dos organismos” (LEWONTIN, 2004, p. 16). Acontece que “tornou-se cada vez mais claro que os ambientes dos organismos [...] são criados e modificados pelos próprios organismos”; em outras palavras, os organismos e seus ambientes coevoluem”, o que de fato, já era sabido pelos ecólogos no caso entre presas e predadores (LEWONTIN, 2004, p. 16). Contudo, “as interações devem ser entendidas com detalhes suficientes para gerar previsões de seus efeitos populacionais” (LEWONTIN, 2004, p. 18), pois como afirma Haila (1989, p. 240), “uma proporção da discussão ecológica não é sobre a natureza, mas sobre os modelos que representam a natureza”, questão essa que continua sendo bastante controversa. Isso significa que, na ecologia de populações, para “que possam ser construídos modelos realistas da dependência das taxas de crescimento e densidade da população”, todos os “efeitos adversos da facilitação e da competição por recursos nas taxas reprodutivas precisam ser investigados” (LEWONTIN, 2004, p. 18).

### **5.1.1 Genética de populações**

Como definem Hartl e Clark (2010, p. 19) a “genética de populações trata das leis de Mendel e de outros princípios genéticos no contexto de sua aplicação a populações inteiras de organismos”. Essas populações podem ser “naturais, agrícolas ou experimentais”, formadas por organismos que podem ser “seres humanos, animais, plantas, ou micróbios, que podem se desenvolver nos mais diversos tipos de habitats e ambientes (HARTL; CLARK, 2010, p. 19). Devido a esse amplo espectro, perpassando por vários ramos da biologia,

um conhecimento funcional em genética de populações se tornou essencial em genética, genômica, biologia evolutiva, biologia computacional, sistemática, reprodução de plantas, criação de animais, ecologia, história natural, gerenciamento florestal, horticultura, conservação

e manejo de vida silvestre (HARTL; CLARK, 2010, p. 19).

Além destas áreas do conhecimento, poderíamos citar ainda a “medicina, direito, biotecnologia, biologia molecular, biologia celular, sociologia e antropologia, onde compreender, ainda que basicamente a genética de populações, é bastante útil (HATL; CLARK, 2010, p. 19). Importa dizer ainda, que “a genética de populações também inclui o estudo de várias forças que resultam em mudanças evolutivas ao longo do tempo”, pois caracteriza os organismos pelo seus genótipos (constituição genética) e fenótipos (características que eles manifestam) em interação com o ambiente (HATL; CLARK, 2010, p. 20). Por isso, “ao definir o arcabouço genético dentro do qual a evolução ocorre, os princípios de genética de populações são básicos para que se tenha uma perspectiva ampla sobre biologia” (HATL; CLARK, 2010, p. 20). Aliás, para Ernst Mayr, a genética de populações é um capítulo da biologia evolutiva, definida por um termo ambíguo, pois ela se originou de duas linhas de pesquisa amplamente diferentes: “a genética matemática de populações, associada aos nomes de R. A. Fischer, J. B. S. Haldane e Sewall Wright”, que estudavam populações estatísticas, e suas pesquisas podiam ser feitas, inicialmente, usando lápis, papel e calculadora, e posteriormente, o computador (MAYR, 1998, p. 617); “a outra genética de populações ocupava-se com populações reais dos organismos vivos, estudados no campo e no laboratório”, e conforme Mayr, “a história deste ramo da genética ainda não foi escrita”.

De acordo com Millstein (2013, p. 346) a genética de populações tem sido alvo de debates entre biólogos e filósofos da biologia, sob três perspectivas diferentes: há os “críticos”, que pedem a revisão e até mesmo a retirada da genética de populações da biologia evolutiva; os “adeptos”, para os quais a genética de populações é a “pedra angular” da teoria evolutiva; e os autores que assumiram um posicionamento entre ambas as partes, ou seja, um “meio-termo”. Para a autora, que figura na posição “meio-termo”, “basta considerar alguns dos excelentes estudos comparativos em paleontologia para ver que a genética populacional não é necessária para [...] todas as questões evolutivas” e, de fato, “há mais na evolução do que as mudanças nas frequências de genes ao longo do tempo”. Porém, é preciso admitir que os críticos vão longe demais ao afirmar que a genética de populações só interpreta as “minúcias da evolução” e considera modelos matemáticos que estão longe dos organismos (MILLSTEIN, 2013, p. 346). Como afirmam Begon, Townsend e Harper (2007, p. X) “o valor dos modelos deve ser julgado em termos de elucidações sobre o funcionamento do sistemas naturais”,

por isso, eles “iluminam muito as formas em que as populações evoluem, e a genética populacional não precisa focar nossa atenção em matemática e genes e longe dos próprios organismos” (MILLSTEIN, 2013, p. 347). Ainda, de acordo com Haila (1989, p. 242) “os modelos podem instar os ecólogos a formular explicitamente consequências e implicações de idéias teóricas”.

Acontece, que a argumentação dos críticos da genética de populações geralmente se baseia em dois pressupostos falsos, que são:

- 1) A genética de populações pode ser completamente compreendida como um conjunto puramente abstrato de modelos matemáticos (como normalmente são encontrados na genética populacional e nos livros didáticos relacionados) - nada mais.
- (2) A genética de populações é um produto do período de síntese moderna, geralmente datado de 1930-1950 (aproximadamente); seus modelos permaneceram essencialmente inalterados desde então (MILLSTEIN, 2013, p. 348).

Contudo, é necessário lembrar que essas generalizações também são feitas tanto pelos adeptos da genética de populações quanto por aqueles que encontram-se no meio-termo. Conforme Pigliucci (2009, p. 218) “claro, o que consideramos a ‘teoria evolutiva’ hoje não é o trabalho original de Darwin, nem mais do que a física de hoje é de natureza ‘newtoniana’”; atualmente, trabalhamos “sob o quadro conceitual que foi construído ao longo de várias décadas no início do século XX e é conhecido como a síntese moderna”, elaborada, entre outros, por Ernst Mayr (PIGLIUCCI, 2009, p. 218). Para Serrelli e Tëmkin (2016, p. 229) “o quadro poderoso da síntese moderna” acentuou “os padrões genealógicos verticais - isto é, aqueles que podem ser seguidos e totalmente capturados pelo rastreamento de ‘linhagens’, linhagens relacionadas e sua ascendência comum”. Ainda, para estes mesmos autores (SERRELLI; TËMKIN, 2016, p. 229), o foco “em traços e genealogias exacerbou o divórcio da evolução e da ecologia, a própria ecologia foi elaborada e se tornou a ‘ciência dos ecossistemas’”. Posteriormente, “a ecologia se separou ainda mais em ecologia funcional, estudando distribuições de espécies e suas causas, e ecologia de comunidades”, analisando “a estrutura, variação e mudança da comunidade”, a ponto de, “em meados da década de 1950, muitos ecólogos acreditarem na possibilidade de uma teoria geral da ecologia sem a necessidade do pensamento evolutivo (SERRELLI; TËMKIN, 2016, p. 230). Contudo, é evidente, como escreveu Orians (1962) que não podemos compreender completamente um fenômeno se não

considerarmos os aspectos fisiológicos, adaptativos e evolutivos envolvidos.

Pigliucci (2009, p. 221) é outro autor a argumentar que existem questões que a “Síntese Moderna” não é capaz de responder, ou oferece respostas incompletas, nos interessando aqui duas delas: “como a ecologia e a biologia evolutiva se combinam; ou seja, as teorias ecológicas e evolutivas podem ser relacionadas?”. Para responder a estas perguntas, ele defende uma versão “estendida”, ampliada da síntese moderna, onde o papel da seleção natural continua sendo crucial (PIGLIUCCI, 2009, p. 221). No entanto, embora sejam perguntas relevantes, não defendemos a síntese estendida proposta por Pigliucci, pois acreditamos, como Wilson (1997, p. 114), que a Síntese Moderna “reconciliou as visões de mundo originalmente divergentes dos geneticistas e dos naturalistas”, capacitando “os cientistas de ambas as disciplinas a examinarem toda a cavalgada evolutiva como uma extensão da hereditariedade mendeliana e, mais tarde, acrescentaram os refinamentos da genética trazidos pela biologia molecular”. De lá para cá, afirma Wilson (1997, p. 114), nada “ameaçava derrubar a síntese moderna. Somente uma completa surpresa, alguma coisa de vulto e inesperada poderia realizar isso”, mas, “nada assim tão radical aconteceu até hoje”, embora não faltem biólogos empenhados em realizar tal revolução.

Depois de esclarecer nosso posicionamento quanto à síntese moderna, voltemos a Millstein (2013, p. 347), que nos adverte:

se pensarmos que a genética populacional teve pouco ou nenhum contato com a ecologia das populações naturais - se pensarmos que a genética populacional é puramente teórica -, então, tenderemos a vê-la como um conjunto abstrato de modelos matemáticos com pouca relevância [...]

Para Millstein (2013, p. 348) os dois pressupostos sobre a genética de populações “(1) puramente abstrata e (2) essencialmente inalterada desde que o fim da síntese moderna” são enganosos, e uma maneira de demonstrar isso é “destacar a relação contínua e mutuamente informativa que a ecologia teve com a genética populacional”, um relacionamento “negligenciado ou minimizado pela maioria dos que participaram no recente debate sobre o status da genética populacional”.

Um ponto de interseção entre a ecologia evolutiva e a genética de populações é a genética ecológica, que “requer um conhecimento detalhado do organismo em estudo e do seu habitat, incluindo o clima e as interações com outros organismos, particularmente predadores/ presas”

(MILLSTEIN, 2013, p. 349). Em tais estudos, foram analisados “traços fenotípicos visíveis, com informações sobre genética subjacentes, muitas vezes inferidas”, que

mostraram de forma convincente que a seleção e outros processos evolutivos ocorrem em escalas de tempo ecológicas e que as variáveis ecológicas, como abundância e distribuição, afetam processos evolutivos (por exemplo, seleção versus deriva) e esses processos, por sua vez, afetam a abundância e a distribuição (MILLSTEIN, 2013, p. 349).

Além disso, eles abordaram uma ideia, na maioria das vezes, pouco apreciada, que é a importância das relações entre as espécies, como por exemplo, predador/ presa para a ecologia e a evolução (MILLSTEIN, 2013, p. 349). É fato que “a interface entre ecologia e genética populacional produziu *insights* sobre conceitos que são fundamentais para a ecologia e a evolução” (MILLSTEIN, 2013, p. 351). Para Nunney (2001, p. 76) foi graças aos trabalhos pioneiros “de figuras como E. B. Ford e Theodosius Dobzhansky”, que “a onipresença da estrutura genética na natureza tornou-se clara. A genética ecológica nos forneceu exemplos clássicos de mudanças evolutivas que ilustram a interação de seleção, migração e deriva genética”.

A biologia populacional, assim como a genética ecológica – que para Lewontin (2004, p. 8) “é a tentativa de mapear as quantidades abstratas de genética populacional em processos biológicos concretos” – é a outra vertente que possibilitou a união da ecologia com a genética de populações (LEWONTIN, 2004, p. 8). Levins (1966, p. 421) esclarece muito bem a diferença entre a genética de populações e a ecologia de populações:

para a genética populacional, uma população é especificada pelas frequências de genótipos sem referência à distribuição etária, estado fisiológico como reflexo da história passada ou densidade populacional. Uma única população ou espécie é tratada ao mesmo tempo, e a evolução geralmente é assumida como ocorrendo em um ambiente constante.

A ecologia populacional, por outro lado, reconhece os sistemas multiespecíficos, descreve populações em termos de distribuição de idade, estados fisiológicos e densidades. O ambiente pode variar, mas as espécies são tratadas como geneticamente homogêneas, de modo que a evolução é ignorada.

É importante esclarecer, como faz Millstein (2013, p. 352) que isso

não significa que “as interseções entre genética populacional e ecologia formam a maioria de ambos os campos”, mas o número de pesquisas com esses temas, que descreveremos na seção “Experimentos em ecologia”, está aumentando e devemos ficar atentos à isso, bem como saber que outras interseções entre ecologia e genética de populações são possíveis, como por exemplo, a genética da conservação, genética de comunidades, construção de nichos, genética da paisagem. Todos esses campos podem “mostrar as formas em que a genética populacional foi modificada pela ecologia (e vice-versa)” (MILLSTEIN, 2013, p. 352). Contudo, “existem partes da ecologia e da genética populacional que não se sobrepõem entre si, e existem inúmeros modelos [...] para representar processos evolutivos e ecológicos” (MILLSTEIN, 2013, p. 355).

Ainda, “a genética teórica de populações nos permite pensar os fenômenos evolutivos como constituindo um sistema de magnitudes vinculadas segundo relações matemáticas constantes”; enquanto “a genética experimental de populações”, baseando-se na primeira, “nos permite manipular essas magnitudes de forma tal que as modificações que nós introduzimos gerem mudanças controláveis e calculáveis em outras magnitudes” (CAPONI, 2004, p. 140). Os experimentos realizados em ecologia de populações são peculiares porque os fenômenos que estuda “só se registram no plano populacional”, ou seja,

uma proporção entre alelos, uma mudança na frequência ou na eficácia biológica de algum gene, processos migratórios ou de deriva genética, etc., são todos fenômenos que, diferentemente daqueles estudados pela fisiologia e a biologia do desenvolvimento, só podem ser assinalados e descritos no marco de uma população (CAPONI, 2004, p. 140-141).

Em suma, “a genética populacional pode não ser necessária para todas as explicações e pode não incorporar todos os fatores causais da evolução, mas é uma ferramenta poderosa que continua a ser usada e modificada”, e é muito mais do que modelos encontrados em livros didáticos, pois é “aplicada aos organismos reais e seus traços”, para esclarecer os problemas do mundo real (MILLSTEIN, 2013, p. 355). Serrelli e Tëmkin (2016, p. 234) destacam ainda, que “os modelos matemáticos têm sido uma das abordagens fundamentais no arsenal metodológico da pesquisa ecológica”, e nas últimas décadas, “devido ao desenvolvimento de métodos computacionais sofisticados, tecnologia digital poderosa e amplos conjuntos de dados”, se tornaram muito significativos. De certa forma, eles são “a realização da aspiração de



Orians de alcançar uma maior unidade dentro de uma teoria evolutiva-ecológica”, à medida em que é crescente a tendência, entre os modeladores, “para incorporar processos evolutivos no corpo estabelecido de modelos ecológicos” (SERRELLI; TËMKIN, 2016, p. 234). Poderíamos dizer, então, que a genética ecológica mostra de forma simplificada os pressupostos e os objetivos cognitivos da Ecologia Evolutiva.

## 5.2 ECOLOGIA EVOLUTIVA

Para Haila (1989, p. 235) a ecologia evolutiva é uma disciplina científica que se desenvolveu rapidamente e por isso, é obrigada a lutar com problemas conceituais, e quando há problemas conceituais [...], estudos históricos serão úteis”. Ela surgiu por volta de 1969, “como um nome para um programa de pesquisa em desenvolvimento que visava estudar processos ecológicos em um cenário evolutivo”, refletindo a convicção crescente, “de que a seleção natural darwiniana é um processo ecológico e, portanto, a ecologia só pode ser entendida à luz da biologia evolutiva” (HAILA, 1989, p. 235). A ecologia evolutiva é um campo muito amplo e diversificado, que abrange tanto a biologia evolutiva quanto a ecologia, utilizando as várias técnicas e abordagens de ambas (FOX; ROFF; FAIRBAIRN, 2001, p. v). Tanto a ecologia quanto a biologia evolutiva “compartilham os objetivos de descrever a variação nos sistemas naturais e descobrir sua base funcional”: enquanto

os biólogos evolutivos enfatizam processos históricos e dependentes de linhagens e, portanto, muitas vezes incorporam reconstruções filogenéticas e modelos genéticos em suas análises [...], os ecólogos, embora conscientes dos processos históricos, tendem a explicar a variação em termos dos efeitos contemporâneos dos fatores ambientais biológicos e abióticos (FOX; ROFF; FAIRBAIRN, 2001, p. v).

Fox, Roff e Fairbairn (2001, p. v) afirmam que os ecólogos evolutivos, por sua vez, “consideram as influências históricas e contemporâneas sobre os padrões de variação”, estudando “desde a variação individual (por exemplo, ontogenética, comportamental) até a variação entre as comunidades ou os principais grupos taxonômicos”. No entanto, a “sobreposição entre ecologia evolutiva e ecologia é tão ampla que alguns tratamentos anteriores do campo [...] têm pouco para distingui-los” na maioria dos livros-texto de ecologia (FOX; ROFF; FAIRBAIRN,

2001, p. v). Porém, recentemente, os avanços “na genética molecular, genética quantitativa”, com a utilização de modelos multivariados e análises quantitativas, além dos “métodos estatísticos para análises comparativas e modelagem genética intensiva em computação”, possibilitaram “que os ecólogos evolutivos incorporassem mais explicitamente processos e restrições dependentes da linhagem em seus programas de pesquisa”; em outras palavras, “na ecologia evolutiva moderna, tanto o significado adaptativo como a ‘evolutividade’ dos traços são hipóteses a serem testadas” (FOX; ROFF; FAIRBAIRN, 2001, p. v).

De acordo com Haila (1989, p. 235) “no fundo da ecologia evolutiva (bem como a biologia moderna em geral) está a síntese moderna, a fusão do darwinismo e a genética populacional quantitativa nas décadas de 1930 e 1940”. Entretanto, a “ecologia não teve um papel imediato no amadurecimento da síntese moderna” e isso, prossegue o mesmo autor, “é bastante estranho”, considerando que “a retrospectiva de hoje faz ler Darwin” como se estivéssemos “lendo os fundamentos da ecologia”. É importante lembrar que discutimos esse assunto na abertura desta seção, e adotamos a abordagem de Acot (1990, p. 29): “essa posição teoricamente justa é historicamente falsa”. Ao utilizarmos essa mesma linha de raciocínio, percebemos que as estranhezas se dissiparam ao longo da argumentação que sustentamos.

Mas, não há dúvida de que “a síntese moderna inspirou vários ecólogos como David Lack e G. Evelyn Hutchinson”, por exemplo, “que adotaram mais e mais problemas explicitamente evolutivos em sua agenda de pesquisa”, enquanto “vários geneticistas populacionais começaram a trabalhar com questões ecológicas e lançaram bases para uma nova tradição de pesquisa de ‘genética ecológica’, dentre eles, ‘E. B. Ford, A. J. Cain, P. M. Sheppard, H. B. D. Kettlewell, Theodozius Dobzhansky” (HAILA, 1989, p. 235). Posteriormente, aconteceu a fusão da genética de populações com a ecologia de populações, através da aplicação “de modelos de cada um dos campos ao outro, “iniciada por uma nova geração de ecologistas [como] Robert H. MacArthur, Edward O. Wilson, Richard Levins” (HAILA, 1989, p. 236). Haila (1989, p. 236) afirma que a ecologia evolutiva ainda está acontecendo, ou, pelo menos em 1989, quando escreveu seu artigo, ela “ainda está em sua infância”.

É claro que muitos ecólogos, antes da Síntese Moderna, já consideravam em seu raciocínio as questões evolutivas, mas não é fácil determinar quais “fatores tornaram tão difícil construir uma ponte duradoura entre o pensamento ecológico e o pensamento evolutivo” (HAILA, 1989, p. 236). Essa é uma questão que possui diferentes interpretações quando analisamos a história da ecologia, pois é possível

perceber que, de acordo com o mesmo autor, os “principais problemas conceituais e controvérsias das décadas passadas são muito provavelmente ainda vivos no fundo dos debates atuais” (HAILA, 1989, p. 236). É fato, que quando os ecólogos “se interessaram pelo darwinismo, acontecimentos importantes já ocorreram em outras disciplinas” como na genética ecológica (HAILA, 1989, p. 243).

Na ecologia evolutiva, “as considerações conceituais sobre fatores e unidades de evolução desempenham um papel [...] proeminente (HAILA, 1989, p. 243). O termo pode ter assumir muitos significados diferentes “para pessoas diferentes”, como lembra Pigliucci (2002, p. 1), mas podemos dizer que seu foco está na biologia de populações, enfatizando “uma escala de tempo na fronteira entre fenômenos ecológicos (isto é, curto prazo) e evolutivos (isto é, longo prazo)” (PIGLIUCCI, 2002, p. 1). Assim, o interesse dos ecólogos evolutivos inclui fenômenos como “idade e tamanho na maturidade, plasticidade fenotípica, sistemas de reprodução, [...] seleção sexual, história de vida, evolução em ambientes heterogêneos [...]” além de “estratégias de forrageamento, graus e padrões de variação genética, efeitos parentais e estratégias especializadas versus generalistas” (PIGLIUCCI, 2002, p. 1). Isso nos permite afirmar que “a pesquisa evolutiva requer grande interesse e versatilidade na modelagem de projetos experimentais, estatísticas, biologia de campo e muito mais (SINGH; UYENOYAMA, 2004, p. xxviii), algo que pretendemos esclarecer, na subseção “Experimentos em ecologia evolutiva”. São tantos métodos diferentes, tantos autores com objetos de estudo e maneiras de escrever sobre o assunto, que abordá-lo de uma maneira homogênea é uma tarefa bastante difícil, como alertam Fox, Roff e Fairbairn (2001), no prefácio de sua obra *Evolutionary Ecology: concepts and case studies*, concebida com a colaboração de vários outros autores.

Mas, de acordo com Pigliucci (2002, p. 1), é esse alcance expansivo “o que torna a ecologia evolutiva uma área de inquérito tão fascinante. Além disso”, prossegue o autor, “uma das maiores questões abertas da biologia organizacional é precisamente como o fosso entre os fenômenos ecológicos e os fenômenos evolutivos das espécies é superado”; tal indagação “fornece desafios formidáveis tanto para biólogos teóricos como empíricos e provavelmente verá crescente atenção e esforços nas próximas décadas” (PIGLIUCCI, 2002, p. 2). Aqui estamos nós, enquanto biólogos e filósofos da biologia, tentando contribuir para a resolução desse desafio, construindo uma argumentação que possibilita o esclarecimento da diferença existente entre o modo ecológico e o modo evolutivo de considerar as populações.

## 6 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA

Agora vamos comparar os procedimentos experimentais adotados na biologia funcional e na biologia evolutiva. Diferentemente de Ernst Mayr e François Jacob, que se limitam a reconhecer a biologia evolutiva como preponderantemente observacional e que recorre a procedimentos experimentais de modo mais ou menos fragmentado ou rigoroso, é necessário analisar esses procedimentos e “as variáveis sobre as que os mesmos operam, para ver o que os diferencia daqueles que podem ser seguidos por um fisiologista, um embriologista ou um biólogo molecular” (CAPONI, 2003, p. 63). Isso possibilitará o encontro de “uma pauta para traçar com maior nitidez a linha demarcatória que separa esses dois grandes domínios da investigação biológica”, sem esquecer que existe uma diferença radical “entre operar sobre variáveis populacionais e operar sobre variáveis ecológicas” (CAPONI, 2003, p. 63).

É importante esclarecer que a discussão a seguir tem como referência os autores Caponi (2003), Gurevitch, Scheiner e Fox (2009). Em seu artigo, o primeiro distingue estritamente experimento e observação, enquanto que os últimos adotam o termo experimento observacional, utilizando a palavra experimento no seu sentido mais amplo: “o teste de uma ideia”. Contudo, todos os autores definem do mesmo modo e com a mesma precisão, o experimento controlado, que é aquele que envolve a manipulação e o controle de variáveis pelo experimentador.

De acordo com Gurevitch, Scheiner e Fox, (2009, p. 4) “os experimentos ecológicos podem ser classificados em três grandes tipos: de manipulação, natural e observacional. Para estes autores, os “experimentos de manipulação ou controlados são aqueles que a maioria de nós considera como experimentos: uma pessoa manipula o mundo de alguma forma e procura por um padrão na resposta”. Por exemplo, um ecólogo pode se interessar em saber os efeitos de diferentes tipos de nutrientes no crescimento de uma espécie vegetal; para testar sua hipótese, ele pode cultivar diversos grupos de plantas e fornecer um diferente tratamento nutricional para cada um deles, e posteriormente, medir o tempo de maturação e o tamanho final; esse experimento poderia ser feito em um ambiente controlado, como uma câmara de crescimento, uma casa de vegetação, um canteiro experimental ou em um sítio de campo (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 4).

Mas, todas essas possibilidades para o experimento trazem à tona alguns conflitos: se o experimento for “conduzido em um laboratório ou em uma câmara de crescimento, o ecólogo é capaz de controlar a maioria

das fontes de variação de modo que as diferenças entre os tratamentos podem ser claramente atribuídas aos fatores em estudo no experimento” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 5). Esses tipos de experimentos controlados exemplificam o método científico da forma como ele foi concebido por Francis Bacon no início do século XVII e são o “esteio da maior parte da biologia celular e molecular, assim como das ciências físicas” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 5), aplicados na biologia funcional, ocupando-se portanto, das causas próximas.

Se um experimento é conduzido em campo, ele é mais realístico, mais natural, embora muitos fatores possam variar de forma não-controlada; os únicos fatores controlados são os objetos de estudo. “A variação devido a fatores que não sejam os experimentais é distribuída de forma aleatória entre as repetições, e as conclusões são baseadas no uso de inferência estatística. [...] Assim, podem ser conduzidos em muitas situações e não são restritos ao campo”; Ronald Fischer foi quem desenvolveu esse tipo de experimento, no início do século XX (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 5). Para estes mesmos autores, os procedimentos de manipulação têm algumas limitações: eles podem ser afetados pelos artefatos utilizados ou, como no caso da ecologia que comumente se preocupa com padrões que ocorrem ao longo de grandes escalas de espaço e de tempo, pode ser impossível fazer um experimento controlado.

Já os experimentos naturais são causados por uma ocorrência natural, quando, por exemplo, “uma espécie pode se tornar extinta em uma região, uma erupção vulcânica pode desnudar uma área, ou uma inundação pode desestruturar o leito de um rio; [...] o ecólogo compara o sistema alterado com o mesmo sistema antes da mudança ou com um similar inalterado” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 5-6). Quanto aos experimentos de observação, consistem no estudo sistemático da variação: “tais observações ou medidas são experimentos se um ecólogo inicia com uma ou mais hipóteses (previsões) a serem testadas” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 7). É isso que torna a ecologia uma disciplina interessante, pois ela se ocupa e preocupa “com a parte da natureza que a humanidade tem tratado ao longo de sua existência”, de modo que “muitas das primeiras concepções em ecologia podem ser entendidas no contexto das práticas produtivas que deram origem a problemas e tradições específicas de pesquisa”, como por exemplo, a “agricultura, silvicultura, pesca, demografia, manejo de pragas” (HAILA, 1989, p. 243).

Contudo, uma limitação dos experimentos observacionais está ligada ao fato de que, na natureza, vários fatores podem estar estreitamente correlacionados, tornando difícil determinar qual deles é a causa do padrão observado (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). Não podemos esquecer que “os experimentos são melhores que correlações, mas quando eles envolvem sistemas ecológicos no campo, a eliminação da ambiguidade nunca é garantida” (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007, p. 423). Porém, isso não quer dizer que os experimentos observacionais não tenham rigor científico, pois “repetidos no espaço ou no tempo acrescentam confiança às nossas conclusões” (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009, p. 7).

Há uma longa história por trás da “evolução experimental”, mas, de maneira geral, pode-se dizer que ela consiste em observar a evolução das transformações de organismos em condições escolhidas pelo experimentador, na maioria dos casos, no laboratório, sendo limitada pelo número de organismos e gerações que este pode manipular (MORANGE, 2011). Richard Lenski foi quem revelou o potencial de tais estudos, ao escolher bactérias e bacteriófagos para desenvolver experimentos de longa duração: a utilização desses microrganismos, aliada ao desenvolvimento de tecnologias de sequenciamento rápido e barato do DNA, permitiu a caracterização exata das modificações genéticas que estavam ocorrendo nessas populações, tornando os resultados da evolução experimental totalmente exploráveis (MORANGE, 2011).

Pensar na sequência da estrutura da molécula de DNA, mais precisamente, de um gene em uma cepa de bactérias, geralmente suscita dois tipos de interrogação: a primeira pode referir-se ao desempenho funcional desse gene, ou seja, que proteína ele codifica; e indo mais além, pode-se perguntar qual é a função dessa proteína para o funcionamento de cada um desses organismos, para saber “como é que esse gene e a proteína por ele codificada intervêm e se integram na trama de causas próximas que materializam a autopoiese celular” (CAPONI, 2003, p. 65). A outra indagação possível pertence ao campo das causas remotas: sabendo a função do gene e da proteína que ele codifica, e supondo que ele tenha sofrido uma alta taxa de mutação, interrompendo a divisão celular e impedindo a reprodução dessas bactérias, verifica-se a seguir, em outra cepa de bactérias que deu origem àquelas, mas que vive em outro habitat e possui um gene ligeiramente diferente, que o processo de reprodução segue normalmente nesta última; então, podemos querer saber por que existe essa diferença (CAPONI, 2003).

Para responder a esta questão, primeiramente poderíamos recorrer à teoria da seleção natural, da qual surgem diferentes hipóteses testáveis:

esse gene mutante realiza sua função “a um custo energético menor que seu variante mais seguro e que esse é todo o custo que, por seu metabolismo ou pelos recursos disponíveis em seu ambiente, [a] bactéria pode sustentar” (CAPONI, 2003, p. 65). Outras conjecturas podem aludir às vantagens seletivas que uma alta taxa de variabilidade comportaria para bactérias que se proliferam em ambientes que sofrem constantes mudanças, ainda que essa variabilidade “suponha também a possibilidade de mutações letais” (CAPONI, 2003, p. 65).

Pelo que foi exposto acima, percebemos que a evolução experimental também levanta a possibilidade de se estimar a importância relativa do acaso, da seleção natural e da história em um processo evolutivo (MORANGE, 2011). Mais do que discutir explicações adaptativas, precisamos distinguir claramente o que cada uma das duas perguntas propostas nesse exemplo busca responder (CAPONI, 2003). É importante destacar, conforme Michel Morange, que o acúmulo de sequências do genoma, um progresso feito no campo da biologia funcional, teve um impacto direto sobre a biologia evolutiva, pois ao “submeter os cenários evolutivos a testes experimentais, a biologia funcional, juntamente com simulações, pode contribuir para tornar a biologia evolutiva mais rigorosa” (MORANGE, p. 72).

É isso o que percebemos no exemplo sobre a mariposa *Heliothis virescens*, citado por Jonathan Weiner em sua célebre obra “O bico do tentilhão” (WEINER, 1995). O autor descreve os estudos feitos em laboratório por Martin Taylor, que extrai o DNA dessa espécie, a fim de verificar o que tornou essas mariposas, que “atacam” as plantações de algodão nos Estados Unidos, resistentes a todos os tipos de praguicidas já conhecidos. As mariposas viviam em florestas, se alimentando de ervas silvestres, até que, em meados de 1940, os plantadores começaram a pulverizar suas lavouras com DDT (diclorodifeniltricloroetano), o que provocou a morte de muitos insetos, bem como dos pássaros que deles se alimentavam, deixando os campos de algodão praticamente vazios, um espaço que algumas mariposas vindas da floresta e que resistiram ao inseticida souberam aproveitar (WEINER, 1995).

Ao surgir o primeiro caso de resistência a DDT, “os geneticistas estudaram o problema no laboratório utilizando moscas domésticas”, e descobriram que elas eram portadoras de um gene mutante, ao qual deram o nome de *kdr* (*knockdown resistance*); “este único gene dava resistência ao DDT e a todas as suas variantes” (WEINER, 1995, p. 262). Posteriormente, foram realizados estudos com a espécie *Drosophila melanogaster*, a mosca das frutas, e ao sequenciar seu genoma, os pesquisadores descobriram uma mutação genética responsável por alterar

uma estrutura que se abre e fecha para permitir a passagem de sinais nervosos entre as células, chamada de canal de sódio; é aí que os inseticidas agem, pois “se um número suficiente de canais ficar aberto, a mosca entra em convulsão, depois em paralisia e morre” (WEINER, 1995).

Influenciado por tais resultados, Martin Taylor decidiu procurar por esse mesmo gene nas mariposas. Depois de meses de trabalho em seu laboratório, ele encontrou um fragmento no genoma de *Heliothis*, que diferia em apenas uma única letra – das mais de duzentas – do gene de *Drosophila*, concluindo que a mariposa “carrega quase exatamente o mesmo gene da mosca” (WEINER, 1995, p. 263). Esse é, sem dúvida, um extraordinário exemplo de evolução, dentre tantos mais que poderiam ser citados. Fundamentalmente, os fenômenos estudados pela biologia evolutiva tratam das “mudanças na constituição das populações que se registram na sucessão de diferentes gerações”, e muitas vezes, para registrar esses efeitos, é preciso de grandes períodos de tempo “que escapam aos limites de qualquer laboratório” (CAPONI, 2003, p. 67).

Embora haja uma vinculação inegável e relevante entre a biologia funcional e a tradição experimental de laboratório, enquanto na biologia evolutiva essa vinculação acontece com a tradição naturalista – “Darwin e seus seguidores imediatos” –, não se pode desconsiderar a possibilidade da aplicação de procedimentos experimentais nesse último domínio, ainda que em situações muito específicas (CAPONI, 2003, p. 62). Ao argumentarem que a biologia evolutiva é basicamente observacional, Mayr e François Jacob deixam implícita a concepção relativamente estreita que possuem sobre o que se considera um procedimento experimental: “para eles, pode tratar-se tanto do teste de uma hipótese, quanto de uma operação de medida ou da obtenção de um dado a respeito do modo de comportar-se de algum aspecto da realidade. No primeiro caso falaremos de um experimento no sentido mais estrito da palavra”; ao passo que, no segundo caso, seja preferível falar em procedimento experimental (CAPONI, 2003, p. 69). Porém, “os dois casos podem ser considerados procedimentos experimentais e não puramente observacionais, na medida em que eles mesmos suponham a manipulação de algumas variáveis e sejam realizados sob o que se pode caracterizar como condições de isolamento” (CAPONI, 2003, p. 69). É conveniente lembrar que nos processos de marcação, soltura e recaptura de aves, que usam técnicas de radiotelemetria, de forma alguma podemos dizer que esta é uma manipulação experimental, pois a variável que se quer estudar não é controlada ou modificada de modo direto e voluntário por aquele que faz as observações (CAPONI, 2003, p. 72).



É verdade que nem sempre é possível fazer certas manipulações, mas

as comparações com situações análogas observadas na natureza, junto com os próprios experimentos, de campo e de laboratório, sempre servirão para elucidar os invariantes seletivos<sup>14</sup> envolvidos em processos evolutivos, demasiado complexos, ou demasiado amplos, espacial ou temporalmente, como para intervir neles de forma controlada (CAPONI, 2014b, p. 45).

Comparar os procedimentos experimentais realizados na biologia funcional com aqueles feitos em alguns campos da biologia evolutiva, especialmente no domínio da genética de populações, com todo o seu rigor matemático e experimental, pode servir para que a fronteira entre a biologia evolutiva e a biologia funcional “seja vista com maior nitidez e sem confundi-la com essa outra fronteira que é a que separaria uma ciência rigorosamente experimental de uma ciência predominantemente observacional” (CAPONI, 2003, p. 87).

Diferenciar variáveis populacionais e variáveis fisiológicas, sem perder de vista que as técnicas utilizadas para observar um fenômeno são diferentes daquelas utilizadas para manipulá-lo experimentalmente, é relevante para melhor entender a diferença entre causas próximas e causas remotas (CAPONI, 2003, p. 87). As causas remotas explicam “porque em uma população particular prevalecem organismos que exibem um estado, entre dois ou mais estados possíveis, de um certo caráter” (CAPONI, 2013, p. 202). Foi o que aconteceu numa área nos arredores do centro industrial de Kirby, na Inglaterra, o famoso caso do “melanismo industrial”: desde o início dos programas de controle de poluição em 1950, a frequência da forma melânica que chegou a ser de 90% diminuiu para 30% em vinte anos (CAPONI, 2003, p. 202). Aí, a concepção experimental da causação em áreas onde “só se usam métodos observacionais de tipo comparativo; áreas onde é a natureza a que manipula as variáveis” se torna evidente (CAPONI, 2014c, p. 110). Nas palavras de Robert E. Ricklefs, (2015, p. 109) essas mudanças são a “essência da evolução” e nos mostram “que as populações estão continuamente engajadas em relações evolutivas dinâmicas com seus ambientes, que formam interações ecológicas”.

Resumidamente, podemos dizer que nos experimentos de biologia funcional “se manipulam e controlam variáveis físico-químicas que

---

<sup>14</sup> Esclareceremos o que são invariantes seletivos na subseção 8.2.1 “Diferenciando invariantes seletivos de invariantes ecológicos”.

afetam [...] os organismos individuais”, enquanto que “nos experimentos de biologia evolutiva [...] se manipulam e controlam variáveis biológicas e, talvez, geográficas, que afetam esses sistemas irredutivelmente biológicos que são as populações” (CAPONI, 2004, p. 146). Diferenciar as variáveis fisiológicas das variáveis populacionais, de acordo com Caponi (2004, p. 146) é relevante “para entender melhor a diferença entre causas próximas e causas remotas. As primeiras são fenômenos física ou quimicamente descritíveis e capazes de atuar localmente sobre um organismo individual”, ao passo que “as segundas são fatores que atuam globalmente sobre uma população e alteram sua composição. A seleção natural é, por isso, o exemplo privilegiado de causação remota” (CAPONI, 2004, p. 146).

Quando descrevemos uma população de mariposas que está sendo depredada por uma população de pássaros e essa depredação interfere nas taxas reprodutivas, fazendo com que umas se reproduzam menos do que outras, claramente estamos nos referindo a fenômenos que podem ser descritos “desde uma perspectiva puramente física: as mariposas e os pássaros são estruturas moleculares” (CAPONI, 2004, p. 147). Ou seja, “todos os seus mecanismos fisiológicos, inclusive aqueles que estão envolvidos na reprodução e no desenvolvimento podem, em última instância, ser descritos e explicados em termos moleculares”; para Caponi (CAPONI, 2004, p. 147), até “mesmo a mudança na frequência das diferentes variantes de mariposas, pode ser considerada como um fato passível de descrição física”, pois como “as variações de estrutura obedecem a uma certa base molecular”, essa mudança “na frequência das diferentes variantes” pode ser descrita “como sendo uma mudança na frequência de certas estruturas moleculares dentro do sistema físico constituído por todos esses agregados de átomos que são as mariposas dessa população”.

Precisamos ter em mente, ainda, que o estudo de indivíduos que não pertencem à mesma espécie, pode resultar em pontos de vista diferentes. Ao analisar os livros de autores como David Lack, Herbert George Andrewartha e L. Charles Birch, Gordon H. Orians identifica como eles recorrem ao conceito de causas próximas e causas remotas: enquanto a abordagem de Lack

ênfatisa a necessidade de reconhecer a distinção entre causas próximas e remotas, atribuindo às causas remotas a chave para explicar as adaptações nas populações, Andrewartha e Birch enfatizam as causas próximas (ORIAN, 1962, p. 258).

Como afirma Orians (1962, p. 257) “a controvérsia sobre os mecanismos de controle das populações animais na natureza acompanhou o desenvolvimento da ecologia como uma ciência vigorosa nas últimas duas décadas”, gerando “esforços desperdiçados por parte dos ecólogos” que se detiveram a questões periféricas e aumentando “a confusão entre biólogos não-ecólogos interessados sobre” quais são as preocupações dos ecólogos. Enquanto, na opinião de Orians (1962, p. 257), a maioria dos ecólogos não declara seus objetivos de pesquisa,

Andrewartha e Birch são caracteristicamente explícitos sobre esse ponto. Para eles, é o trabalho do ecólogo explicar por que um determinado animal é encontrado em um lugar e não em outro, por que é mais numeroso em um lugar do que em outro e por que há flutuações em seus números.

Todas essas questões devem ser respondidas levando-se em consideração fatores como a fisiologia, o clima, o comportamento do animal, a vegetação; porém, não há ênfase na ecologia de comunidades, o que explicita que para Andrewartha e Birch, embora não neguem a importância da seleção natural, “os conceitos evolutivos não têm lugar na teoria ecológica” (ORIAN, 1962, p. 258). Já, na obra de David Lack, “existe uma aceitação implícita da importância” da ecologia de comunidades, além de suas pesquisas estarem dirigidas para a elucidação de mecanismos evolutivos em ecologia, uma vez que Lack acredita que causas remotas “fornecem a chave para a compreensão das atuais adaptações da população” (ORIAN, 1962, 258-259).

Pontos de vista tão diferentes como os de Andrewartha, Birch e Lack podem suscitar o questionamento sobre se estas diferenças de abordagem se devem aos organismos escolhidos: enquanto os dois primeiros estudavam insetos, o último estudava aves (ORIAN, 1962, p. 259). Embora a autoecologia de cada organismo deva sempre ser considerada, para Orians (1962, p. 259), isso não justifica tais diferenças de pensamento: para ele, a dicotomia fundamental na ecologia moderna é aquela manifestada pela divisão da biologia em biologia funcional e biologia evolutiva, proposta por Mayr no artigo de 1961. Orians (1962, p. 260) afirma que “as diferenças de metodologia e nos conceitos básicos destes principais campos estão fortemente focados nesta controvérsia, embora suas raízes aparentemente não tenham sido apreendidas” pela maioria dos ecólogos envolvidos. Voltando ao caso de Andrewartha e Birch, ecólogos funcionais, ambos estão interessados no funcionamento e na “interação das populações e uma das principais preocupações é com o controle experimental de variáveis ambientais”, uma “abordagem [que]

leva à rejeição dos resultados direcionados para a elucidação da ação da seleção natural sobre as populações” (ORIAN, 1962, p. 260).

Por sua vez, Lack, um ecólogo evolutivo, está interessado nas causas por trás de adaptações ecológicas observáveis e contribuiu de forma importante para o tema da evolução das taxas reprodutivas. Essa abordagem leva à rejeição do clima como um importante fator regulador para as populações, uma rejeição que o ecólogo funcional considera incompreensível (ORIAN, 1962, p. 260).

Cada um dos autores defende seu posicionamento, de modo que debater qual dessas abordagens é mais útil para a elaboração de uma teoria geral da ecologia é infrutífero (ORIAN, 1962). Porém, também é equivocado pensar que só as causas próximas são suficientes para explicar os fenômenos ecológicos, como o fazem Andrewartha e Birch – para os quais uma teoria geral da ecologia é impossível – pois, “a resposta não-evolutiva à questão de por que um animal é abundante em algumas áreas e raro em outras é necessariamente incompleta” (ORIAN, 1962, p. 261). Mas, como afirma Orians, é legítimo perguntar se existe uma teoria geral da ecologia, satisfatória ou insatisfatória: a sua resposta, em 1962, foi a seguinte:

a única teoria geral que agora parece possível é a seleção natural. A ecologia, também, tem suas generalizações descritivas, como o princípio da exclusão competitiva, mas, como em outros campos, a evolução parece ser a única teoria real da ecologia hoje (ORIAN, 1962, p. 262).

Não resta dúvida de que

a evolução por seleção natural – uma ideia de beleza singela e de fácil compreensão – [...] é uma das ideias mais poderosas em todas as áreas da ciência e é a única teoria que pode seriamente reivindicar a condição de unificar a biologia. Ela é capaz de dar sentido a fatos que ocorrem no mundo invisível de uma gota de água da chuva, nos cantos coloridos de um jardim botânico ou em manadas tonitruantes de grandes animais (RIDLEY, 2006, p. 28).

As diferenças metodológicas entre a biologia funcional e a biologia evolutiva possibilitam a divisão da ecologia em dois grandes campos: “ecologia funcional e ecologia evolutiva”, que, de acordo com Orians (1962, p. 262) são válidos e úteis para a elaboração de uma teoria geral da ecologia. Dito isto, vamos agora exemplificar os experimentos feitos

na ecologia de populações e os experimentos realizados na ecologia evolutiva. Embora já tenhamos falado dos experimentos em ecologia de uma maneira geral, queremos dissipar qualquer dúvida que ainda reste, para entendermos definitivamente, que a ecologia de populações pertence ao campo da biologia funcional, enquanto a ecologia evolutiva pertence ao domínio da biologia evolutiva.

## 6.1 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA DE POPULAÇÕES

Para Nunney (2001, p. 71) podemos citar “a adaptação local, a coadaptação e, a longo prazo, a especiação como fatores evolutivos importantes, que influenciam a estrutura genética de uma população. O mesmo autor destaca que “a compreensão da adaptação local pode ser crucial para a compreensão da ecologia de qualquer população estruturada espacialmente”, pois “a seleção para genótipos com alta aptidão local é mais eficaz quando o grupo local já está geneticamente isolado”; outro fator importante é a co-adaptação genética, devido “às interações não-aditivas entre genes que podem se desenvolver dentro de conjuntos de genes isolados (NUNNEY, 2001, p. 71).

Nunney (2001) destaca o trabalho de de Cain e Sheppard no caracol *Cepaea nemoralis* que evidenciou o papel da deriva genética. Para ilustrar a adaptação local, um dos melhores exemplos é o trabalho de Bradshaw, que estudou a tolerância de metais pesados em várias espécies de capim no País de Gales; outro exemplo que o autor cita é aquele a que aludimos, o caso da espécie *Biston betularia*, que mostra que, “como resultado da predação de pássaros, a forma típica foi favorecida em áreas rurais não poluídas do norte da Inglaterra, enquanto que em áreas industriais poluídas”, a forma escura era predominante (NUNNEY, 2001, p. 76). Neste último caso, precisamos fazer uma ressalva: parte da argumentação que desenvolvemos até aqui, e ainda a que está por vir, na seção “8 Ajustando a distinção próximo-remoto”, invalida completamente essa afirmação. Ao fim e ao cabo, esse experimento deveria ser descrito na Ecologia Evolutiva, como bem fizeram os autores Cain, Bowman e Hacker (2018). Ricklefs (2015) faz uma confusão semelhante, ao citar o trabalho dos Grant com os tentilhões das Ilhas Galápagos, no capítulo dedicado à Ecologia de Populações. Estas situações, assim como outras verificadas nos livros texto de Ecologia, servem para destacar a contribuição desta tese, genuína, embora modesta, para a epistemologia da Ecologia. A seguir, descreveremos alguns experimentos realizados em ecologia de populações, presentes na maioria dos livros de Ecologia, considerando a distinção próximo-remoto.

Ricklefs (2015, p. 191) cita um estudo experimental realizado no Savannah River Ecology Laboratory, situado numa planície costeira do Atlântico, no sudeste dos Estados Unidos, onde dois tipos de pinheiros, *P. taeda* e *P. palustris*, formam florestas com várias outras plantas de sub-bosque; estas “crescem melhor em fragmentos abertos criados quando tempestades cortam o topo das árvores ou o fogo varre uma área” (RICKLEFS, 2015, p. 191). Consequentemente, “muitas espécies de arbustos e herbáceas têm distribuições fragmentadas”, que podem ser limitadas, em certa medida, por suas capacidades de dispersão” (RICKLEFS, 2015, p. 191). A pesquisa foi conduzida por Nick Hadad, da Universidade do Estado da Carolina do Norte, estudantes e colegas e tinha o objetivo de “investigar um fator contribuinte das distribuições dos animais e plantas na paisagem: o efeito dos corredores que conectam *habitats* adequados” (RICKLEFS, 2015, p. 191). Para isso, “os pesquisadores criaram oito conjuntos de cinco áreas iguais (1375 ha) de fragmentos de hábitat desmatado”, sendo que, “cada conjunto tinha um fragmento central que servia como área fonte”. Dos quatro fragmentos restantes, periféricos, “um foi conectado ao fragmento central por um corredor de vinte e cinco metros de largura”, enquanto os outros três remanescentes isolados “tinham diferentes formas para controlar o efeito de borda no corredor”. Para medir a dispersão, os investigadores usaram vários métodos, como seguir “os movimentos da borboleta-da-castanheira (*Junonia coenia*) e da borboleta fritilária (*Euptoieta claudia*) marcando indivíduos em cada um dos fragmentos centrais e recapturando [...] nos periféricos”. Os pesquisadores também seguiram “o movimento do pólen de insetos polinizadores e frutos e sementes de aves dispersoras. Para rastrear o movimento do pólen” eles “plantaram três plantas maduras fêmeas de azevim (*Ilex verticillata*) em cada fragmento periférico e oito machos em cada um dos fragmentos centrais”. Assim, “as flores fertilizadas que produziram frutos nos fragmentos periféricos indicavam movimento do pólen vindo do fragmento central”. Indivíduos de azevim (*Ilex vomitoria*) e de (*Myrica cerifera*) foram plantados no fragmento central para rastrear o movimento das sementes e frutos; em seguida foram coletadas amostras de fezes de aves em armadilhas “colocadas em 16 poleiros artificiais em cada fragmento periférico”. No fragmento central, em alguns casos, os frutos foram marcados com pó fluorescente colorido, que com luz violeta floresceu, “indicando a presença das sementes dos frutos no fragmento central no material fecal” (RICKLEFS, 2015, p. 192). As análises dos resultados dos experimentos “demonstraram que as borboletas, os insetos polinizadores e as aves, todos, fizeram uso dos corredores de habitat”. Verificou-se, também, que

os “fragmentos periféricos conectados receberam mais tráfego do fragmento central do que dos periféricos isolados” e o movimento de frutos e sementes pelos corredores “era tão frequente que o número de espécies de herbáceas e arbustos aumentou mais rápido nos fragmentos conectados” (RICKLEFS, 2015, p. 192).

Outro exemplo encontra-se em Dajoz (2005, p. 166), que depois de detalhar todas as características das populações biológicas, apresenta uma sub-seção intitulada “O estudo de alguns casos”. O primeiro deles diz respeito a uma população de insetos fitófagos, *Thrips imaginis*, que vivem nas rosas da Austrália. “Sua abundância foi avaliada a cada mês durante oitenta e um meses consecutivos, e depois durante sete anos apenas na primavera e no início do verão”, e, conforme os autores do estudo, Andrewartha e Birch, depois de analisados os dados, eles “verificaram que 78% das variações de abundância podiam ser explicadas pelas variações de temperatura e densidade”. Daí, concluíram que “o clima representa claramente o fator determinante da dinâmica das populações dessa espécie, uma vez que, considerando a elevada margem de erro da amostragem, há poucas chances “para que outras causas de variações intervenham” (DAJOZ, 2005, p. 167). Contudo, outros autores fizeram uma análise crítica dos dados e enfatizaram que o método utilizado por Andrewartha e Birch não é o adequado “para evidenciar um fator dependente de densidade”. Dajoz (2005, p. 167) não traz mais detalhes sobre as críticas ao trabalho de Andrewartha e Birch, apenas prossegue esclarecendo que “a regulação por fatores climáticos independentes da densidade existe em muitos insetos”, como nos da espécie *Tortrix viridana*, que tem sua evolução larval relacionada à temperatura, ou seja, “anos em que a primavera é quente e com precipitações moderadas”, correspondem a períodos de abundância, pois “a temperatura age favorecendo a diferenciação de folhas do carvalho e assegurando uma coincidência fenológica entre o desenvolvimento das folhas e o das jovens lagartas”. Convém lembrar também, que os fatores climáticos nem sempre têm um efeito imediato.

Os últimos exemplos que citaremos são do livro de Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 204), que iniciam cada capítulo da sua obra citando um estudo de caso, e, para abordar o assunto da “Distribuição e abundância de populações”, descrevem o experimento “das florestas de algas pardas aos vazios de ouriços”. Nas Ilhas Aleutas – castigadas por fortes tempestades e geralmente ocultas pela neblina – que “se estendem através de 1600 quilômetros “no oceano Pacífico ao oeste do Alasca”, existem poucas árvores grandes e não se encontram mamíferos terrestres como os presentes no continente – “ursos pardos, renas e lemingues”

(CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 204). Em contrapartida, “a vida selvagem marinha nas cercanias, incluindo aves, focas, baleias e grande diversidade de peixes e invertebrados”, é abundante. Em algumas Ilhas Aleutas, “as águas junto à costa [...] abrigam fascinantes comunidades marinhas conhecidas como florestas de algas (*kelps*)”, formadas por “algas pardas como as do gênero *Laminaria* e *Nereocystis*”, que crescem em densos agrupamentos de algas, do “fundo do mar para a superfície, produzindo algo que se parece com uma floresta subaquática. Outras ilhas vicinais”, continuam os autores, “não possuem florestas dessas algas. Em vez disso, o fundo das águas de suas regiões costeiras está coberto de ouriços-do-mar e sustenta poucas dessas algas”, de modo que essas “áreas com muitos ouriços são chamadas de ‘vazios de ouriços’, uma vez que elas contêm muito menos espécies do que as florestas de algas-pardas”. A partir desse fato, surge a pergunta: “por que algumas ilhas são circundadas por florestas de algas-pardas e outras por vazios de ouriços? Uma possibilidade”, descrevem os autores, “é que ilhas com essas florestas diferem de ilhas sem elas em termos de clima, correntes oceânicas, padrões de maré ou características físicas como as rochas do fundo do mar”. Todavia, “essas diferenças não foram encontradas, levando-nos a buscar outros motivos” que pudessem responder a questão inicial. Considerando “que os ouriços se alimentam de algas e podem comer quantidades enormes, pesquisadores suspeitam que o consumo de algas pardas pelos ouriços possa impedir a formação das florestas”. Então, eles testaram essa hipótese de duas maneiras: “na primeira, estudos na Ilhas Aleutas e em outros locais ao longo da costa do Alasca” obtiveram dados consistentes, que mostram “que florestas de algas pardas não são encontradas em regiões onde existem muitos ouriços grandes”. De fato, “ainda que essas correlações não comprovem que ouriços suprimem essas florestas”, muitos outros “estudos encontraram o mesmo resultado” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 204), sugerindo “que os ouriços podem determinar onde as florestas de algas pardas estarão localizadas”. Já, a segunda maneira de testar a hipótese quanto ao efeito dos ouriços foi realizar um “experimento que mediu as alterações nas densidades das algas em várias parcelas de 50 m<sup>2</sup>, contendo ouriços, e em parcelas também de 50 m<sup>2</sup>, próximas e similares, das quais os ouriços foram removidos” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 205). No início do experimento, “não havia algas em qualquer uma das parcelas [...] e a densidade delas permaneceu em zero nas parcelas com ouriços”. Porém, “nas parcelas das quais os ouriços foram removidos [...] a densidade de *Laminaria* subiu para 21 indivíduos por metro quadrado no primeiro ano e chegou a 105 indivíduos no segundo ano”. Como “*Laminaria* é membro



dominante das comunidades de florestas de algas pardas, [...] esses resultados sugerem que as florestas cresceriam na ausência de ouriços”. Podemos afirmar, então, que “esses e outros resultados indicaram que a presença ou a ausência de ouriços é uma resposta a pergunta de por que algumas Ilhas Aleutas tem florestas de algas e outras não. Contudo”, os autores apontam que “essa resposta apenas desloca a pergunta de o que determina as localizações de florestas de algas para o que determina as localizações de ouriços”. No final do capítulo, em “Estudo de caso revisitado” é oferecida “uma resposta mais completa para nossa pergunta (por que as florestas de algas são encontradas em algumas áreas, mas não em outras?)”. Isso “depende dos hábitos alimentares vorazes das lontras-do-mar, que por sua vez, podem ter se tornado a última opção de refeição para as baleias orca”. Embora a descrição seja longa, vamos abordá-la, para ver o desfecho dessa história.

Pensar no que acontece depois, nas consequências da predação intensa das florestas de algas pelos ouriços-do-mar, nos leva a conjecturar “que os ouriços morreriam de inanição, já que seu recurso alimentício foi consumido. Contudo, estudos de campo mostram que os vazios de ouriços podem persistir por anos”, uma vez que eles conseguem se alimentar de outras espécies de algas, “como as diatomáceas bentônicas” e detritos (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 221). Ainda, quando o alimento estiver muito escasso, os ouriços “podem reduzir as taxas metabólicas, reabsorver órgãos sexuais” – o que inviabiliza sua reprodução, mas garante a sua sobrevivência – “e absorver nutrientes dissolvidos diretamente da água do mar” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 221). Entretanto, “mesmo sendo resilientes e espinhosos, eles são vulneráveis à predação por lontra-do-mar (*Enhydra lutris*), que funcionam como impressionantes máquinas de comer ouriços”, pois elas possuem uma alta taxa metabólica e, além disso, não conseguem armazenar muita energia em forma de gordura. “O ouriço é a comida favorita das lontras, e já que existem de 20 a 30 lontras por km<sup>2</sup> ao redor das Ilhas Aleutas, o potencial de comerem quantidades enormes está presente”, fato que, somado à “observação de que os ouriços são comuns apenas onde as lontras inexistem, levou os pesquisadores a suspeitar de que as lontras possam controlar os locais de ouriços, e”, conseqüentemente, “a localização das florestas de algas pardas”. Tal hipótese foi testada por Estes e Duggins, “que compararam locais com e sem lontras, ambos nas Ilhas Aleutas e ao longo da costa sul do Alasca”. Ratificando estudos anteriores, “eles verificaram que locais com lontras por um período mais longo em geral tinham muitas algas e poucos ouriços, enquanto os locais sem lontras-do-mar tinham muitos ouriços e poucas algas” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 222).

Os pesquisadores “também coletaram dados de locais colonizados pelas lontras durante o curso do estudo. Em locais no sul do Alasca, a chegada das lontras teve um efeito drástico e imediato:” ao longo de dois anos, os ouriços quase desapareceram, enquanto “as densidades das algas aumentaram” abruptamente. Já, “em locais nas Ilhas Aleutas, [...] as algas recuperaram-se mais lentamente depois do retorno das lontras”, que “comeram a maioria dos ouriços grandes, reduzindo a biomassa em 50% em média”. Porém, “em uma reviravolta não ocorrida nos pontos ao sul do Alasca, a chegada de novas larvas de ouriço”, através das correntes oceânicas, “forneceu um estoque constante de pequenos ouriços”, que acabaram por retardar “a taxa em que as florestas de algas tomaram o lugar dos vazios de ouriços”. Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 222) prosseguem explicando que “historicamente, lontras-do-mar eram abundantes ao longo do norte do Pacífico”, mas que, em torno do ano de 1900 foram quase extintas, devido à caça. “Em 1911, quando tratados internacionais passaram a proteger as lontras-do-mar, havia apenas cerca de mil lontras”, o que representa “menos de 1% de sua população original”. Contudo, “colônias dispersas de lontras sobreviveram e gradualmente aumentaram de tamanho, ao redor de parte das Ilhas Aleutas” sendo esta a causa do “padrão observado de florestas de algas em algumas ilhas e os vazios de ouriços em outras”. Mas, em 1990 aconteceu um declínio súbito na população de lontras, “os ouriços retornaram, e as densidades de algas foram reduzidas”. Agora, resta saber o que causou “o declínio das populações de lontras-do-mar nos anos de 1990”. Os pesquisadores sugeriram que “o número de lontras tenha diminuído devido ao aumento da predação pelas orcas, *Orcinus orca*”. Entretanto, “não se sabe porque as orcas começaram a comer mais lontras”. Para Springer et al., “essa mudança pode ter sido parte de uma cadeia de eventos que iniciou quando a caça comercial de baleias levou à escassez da população de grandes baleias” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 222). Então, “de acordo com essa hipótese, com a diminuição” das grandes baleias que eram suas presas preferidas, “as orcas passaram a caçar outras espécies (focas, em seguida lobos-marinhos e leões-marinhos), que também tiveram declínio populacional”. Porém, essa conexão entre a caça de baleias e estes animais é questionada por outros pesquisadores, que por sua vez, sugerem que tais populações diminuíram “por outros motivos, como falta de alimento devido à redução de populações de peixes no oceano aberto. Seja qual for a causa”, comentam Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 222), “foi em 1990, quando as populações de focas, lobos-marinhos e leões-marinhos tiveram um declínio a baixos níveis, que as orcas foram vistas pela primeira vez

atacando as lontras, em observações que já duram décadas; aliás, no período de uma década “do primeiro ataque conhecido, as populações de lontras foram reduzidas”.

Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 249) descrevem outro estudo de caso “Um mar em perigo” para abordar a “Dinâmica de populações”. Vejamos. Este data de 1980, quando “a noz-do-mar (*Mnemiopsis leidyi*) foi introduzida no Mar Negro, provavelmente pelo despejo de água de lastro de navios cargueiros”, numa época em que “o ecossistema do Mar Negro já estava em declínio devido aos elevados aportes de nutrientes como o nitrogênio de esgotos, fertilizantes e efluentes industriais [...]”, cujos efeitos, principalmente do “elevado aporte de nutrientes foram devastadores no norte do Mar Negro, onde as águas são rasas” possuindo “menos de 200 metros de profundidade e susceptíveis a problemas causados pela eutrofização (um aumento desregulado na proporção de nutrientes de um ecossistema)”. Conforme “foi aumentando a concentração de nutrientes nessas águas rasas, a abundância de fitoplâncton cresceu, a transparência da água reduziu, a concentração de oxigênio caiu e as populações de peixes sofreram mortalidades em massa”. Enquanto isso, nas águas profundas do Mar Negro, “a concentração de nutrientes também [cresceu], causando aumento na abundância de fitoplâncton, sem ocasionar a mortalidade nas populações de peixes. Essa era a situação quando *M. leidyi*”, uma espécie de invertebrado marinho, chegou. Ela “é um predador voraz de zôoplancton, ovos de peixes e alevinos”, que “continua a se alimentar mesmo quando está completamente saciada, regurgitando grandes quantidades de presas em bolas de muco”, as quais dificilmente sobrevivem. “Como resultado, o efeito negativo de *M. leidyi* sobre suas presas ultrapassa sua considerável capacidade de digerir alimentos” e, “depois de sua chegada ao Mar Negro [...], *M. leidyi* cresceu gradualmente em número. Então, em 1989, suas populações explodiram, alcançando níveis de biomassa impressionantes”, estimados “em 800 milhões de toneladas (peso vivo)”, [...] muito maior do que toda a pesca comercial anual no mundo, a qual nunca superou 95 milhões de toneladas”. Não resta dúvida de que esse fato, entre 1989 e 1990 “agravou os efeitos dos problemas existentes no Mar Negro”, uma vez que “*M. leidyi* alimentara-se de enormes quantidades de zooplâncton, ocasionando o colapso dessa população”. Como “o zooplâncton alimenta-se de fitoplâncton, [...] pela ação indireta de *M. leidyi*, as populações de fitoplâncton que já haviam crescido devido ao enriquecimento de nutrientes cresceram ainda mais”, disponibilizando alimento para bactérias decompositoras”, que “consomem oxigênio na decomposição de organismos mortos; assim, com o aumento da atividade

das bactérias, o oxigênio dissolvido na água diminuiu e ocasionou danos para populações de peixes”. *M. leidy* também ocasionou um declínio no volume de pesca, pois consumia “recursos alimentares (zooplâncton), ovos e alevinos de peixes comercialmente importantes como anchovas”, acarretando “grandes perdas na indústria de pesca turca” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 249-250). A combinação entre o “efeito negativo do acréscimo de nutrientes” e a “invasão de *M. leidy* trouxe uma séria ameaça ao ecossistema do Mar Negro”, que embora possua uma área de mais de 423000 km<sup>2</sup>, “é praticamente circundado por terra e troca pouca água com outros corpos hídricos anualmente. Além disso”, continuam os mesmos autores, “uma peculiaridade do Mar Negro é que o oxigênio está disponível apenas em uma faixa de profundidade superior a 150 a 200 m (cerca de 10% de sua profundidade média); assim, efetivamente”, para as espécies que precisam de oxigênio, “todo o mar é ‘raso’ . Dessa maneira, pela “sua limitada troca de água e suas águas profundas anóxicas” o Mar Negro é “especialmente vulnerável aos efeitos negativos do aporte de nutrientes”. Como “predadores e parasitas nativos [...] não conseguiram regular as populações de *M. leidy*, [...] na década de 1990, o futuro do ecossistema do Mar Negro parecia incerto”. Atualmente, ele apresenta sinais de melhora, com a diminuição das populações de *M. leidy* e do fitoplâncton. Os autores descrevem como isso aconteceu em “estudo de caso revisitado, no final do capítulo.

Eles relatam que, “embora os números de *M. leidy* tenham diminuído drasticamente em 1991, eles aumentaram novamente de forma constante entre 1992 e 1995, e depois se mantiveram elevados durante vários anos” chegando a mais de 115 milhões de toneladas, uma situação nada promissora, que só começou a mudar em 1999, em decorrência de eventos que começaram antes da primeira explosão populacional de *M. leidy* (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 266). “Entre o meio e o final da década de 1980, as quantidades de nutrientes despejadas no Mar Negro começaram a baixar. De 1991 a 1997, os aportes de nutrientes declinaram”, em virtude das “dificuldades econômicas nos antigos estados da União Soviética e pelos esforços nacionais e internacionais nesse controle. A redução trouxe efeitos imediatos:” depois de 1992, houve queda nas concentrações de fosfato e diminuição da biomassa do fitoplâncton, aumento da transparência das águas e do zooplâncton. Porém, “*M. leidy* ainda é uma ameaça, [...] por sua biomassa alta e pela diminuição na pesca de anchovas entre 1995 e 1998”. Surpreendentemente, enquanto “cientistas e funcionários governamentais armavam um plano para combater a ameaça da *M. leidy*, [...] o problema foi resolvido inadvertidamente”, com a “chegada de outra mãe-d’água”,

em 1997, “o predador *Beroe*” provavelmente trazido ao Mar Negro da mesma maneira que *M. leidy* (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 266). “O *Beroe* alimenta-se quase que exclusivamente de *M. leidy*. É um predador tão eficiente que, dois anos depois de sua chegada, o número de *M. leidy* despencou”, fato que ocasionou também o declínio da população de *Beroe* no Mar Negro, “presumivelmente, porque dependia da primeira para sua alimentação”. Os autores afirmam que “a queda de *M. leidy* repercutiu em novo aumento na abundância de zooplâncton (que caíra novamente entre 1994 e 1996) e em aumentos nos tamanhos populacionais de diversas espécies nativas de cnidários. Além disso”, com o quase desaparecimento “da população de *M. leidy*, foi registrado um aumento na pesca de anchovas e nas densidades de ovas em ambiente natural”, o que nos permite concluir que, “de modo geral, o declínio de *M. leidy* ajudou a melhorar as condições do ecossistema do Mar Negro, incluindo a pesca, da qual pessoas dependem para se alimentar e obter renda”.

Descritos alguns exemplos de experimentos em Ecologia de Populações, vamos agora fazer um relato dos experimentos em Ecologia Evolutiva. O que chama atenção, é sem dúvida, a organização do livro de Cain, Bowman e Hacker (2018), fato que justifica sua prevalência nos exemplos que escolhemos. Enquanto Ricklefs (2015) mistura tais experimentos, e Dajoz (2005) só faz análises de caso específicas no capítulo final da unidade de Ecologia de Populações, Cain, Bowman e Hacker (2018) nos brindam com uma unidade inteira dedicada à Ecologia Evolutiva, com uma argumentação concisa e clara, acompanhada de estudos de caso muito bem detalhados, uma diferença bastante perceptível quando considerarmos os exemplos de pesquisa citados por outros autores para ambos os casos.

## 6.2 EXPERIMENTOS EM ECOLOGIA EVOLUTIVA

Os experimentos em ecologia evolutiva pretendem investigar os eventos cruciais na existência de um organismo, na história de vida, para compreendermos essas variações entre as espécies ou populações da mesma espécie

e associá-la aos dois principais paradigmas explicativos na ecologia evolutiva: a ecologia (funcional) das histórias de vida (ou seja, quão bem eles correspondem aos requisitos de habitat do organismo) e a trajetória evolutiva (histórica) das espécies examinadas (ou seja, quanto da história de

vida de um organismo é mantida simplesmente porque foi herdada pelos antepassados desse organismo) (PIGLIUCCI, 2002, p. 4).

Pigliucci (2002, p. 6) afirma que em ecologia evolutiva, a maioria das pesquisas concentra-se no estudo das populações, deixando de lado questões que envolvem as comunidades e os ecossistemas. Não há dúvida que para os ecólogos evolutivos, “a seleção natural desempenha um papel importante na definição das diferenças entre as populações”, o que por sua vez, “leva à predição de que deve haver um elo consistente entre o fenótipo expresso por certos organismos e o habitat em que vivem” (PIGLIUCCI, 2002, p. 6). Por esse motivo, “é importante caracterizar o tipo e intensidade da seleção natural atuando em condições de campo”, embora essa não seja uma tarefa fácil: não basta medir a seleção usando somente os métodos estatísticos, é preciso também “uma melhor compreensão do tipo e grau de heterogeneidade ambiental como percebida pelo organismo em estudo”, para determinar “quais fatores ambientais realmente estão causando a ocorrência da seleção” (PIGLIUCCI, 2002, p. 6).

Na ecologia evolutiva, a genética quantitativa é uma abordagem estatística que tem o objetivo de “avaliar o grau e tipo de variação genética e covariação de características fenotípicas em populações naturais, bem como avaliar a resposta potencial dessas populações a pressões seletivas conhecidas” (PIGLIUCCI, 2002, p. 7). Outro estudo que tem aumentado nos últimos anos é o de plasticidade fenotípica: “característica de um genótipo para responder de forma diferente a distintas condições ambientais” (PIGLIUCCI, 2002, p. 7). Para Pigliucci (2002, p. 9) “as questões gerais levantadas pelos estudos de plasticidade estão no cerne de muita biologia evolutiva”, uma vez que os pesquisadores da plasticidade fenotípica – que pode ser estudada do nível molecular até o nível do organismo – estão interessados “na chamada função de mapeamento do genótipo para fenótipo”, “custos metabólicos ou ecológicos da plasticidade”, “no efeito da plasticidade sobre a história da vida e os sistemas de reprodução”, “no papel da plasticidade na defesa contra patógenos e predadores”, “na relação entre a plasticidade e as restrições genéticas”, dentre outras questões.

É claro que as relações históricas entre as populações também são importantes na ecologia evolutiva, pois “seja qual for a questão ecológica evolutiva de interesse”, é preciso avaliar “as semelhanças entre populações ou espécies” decorrentes de “um antepassado comum” e não apenas razões funcionais (PIGLIUCCI, 2002, p. 13). Contudo, não podemos esquecer, de acordo com o mesmo autor, que “este programa de

pesquisa [...] está repleto de problemas metodológicos que surgem do complexo entrelaçamento de causas históricas e funcionais na determinação de estruturas biológicas” (PIGLIUCCI, 2002, p. 13). Vamos ilustrar essas questões citando alguns exemplos.

Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 136) abrem o capítulo “Evolução e ecologia” com o estudo de caso “caça de troféus e evolução não intencional”. Os carneiros selvagens (*Ovis canadenses*) são animais adaptados para a vida nas montanhas escarpadas. Os machos podem pesar até 127 kg, mas apesar de seu tamanho, “esses carneiros podem equilibrar-se sobre bordas estreitas e saltar 6 metros de uma borda a outra”. Os carneiros selvagens machos também chamam atenção pelos seus grandes cornos encurvados, “usados em combates por fêmeas”, nos quais “correm em velocidades de até 32 quilômetros por hora e batem suas cabeças uma contra a outra, disputando o direito de acasalar com uma fêmea”. Por muitos séculos, afirmam os mesmos autores, “os cornos dos carneiros foram colecionados como troféus” sem no entanto, “afetar drasticamente as suas populações. Porém, nos 200 últimos anos, “ações humanas, tais como a invasão do hábitat, a caça e a introdução de gado domesticado reduziram as populações de carneiros selvagens em 90%”. Consequentemente, a caça a esses carneiros “tem sido restringida em toda a América do Norte, o que torna “um troféu de carneiro de classe internacional (com cornos bem desenvolvidos) extremamente valioso”; quer dizer, permissões para abater um desses carneiros, as quais são vendidas em leilão, frequentemente custam mais de 100 mil dólares”. Os fundos obtidos nesse leilão são utilizados na preservação do hábitat dos carneiros selvagens. Contudo, os cientistas argumentam que a caça de troféus tem efeitos negativos “sobre as pequenas populações atuais de carneiros selvagens”, uma vez que “remove os machos maiores e mais fortes – muitos machos que tenderiam a procriar um grande número de descendentes saudáveis, ajudando assim a população de carneiros a se recuperar” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 136). Em um período de 30 anos, se cerca de 10% dos machos foram removidos pela caça a cada ano, “tanto o tamanho médio dos machos, como o tamanho médio de seus cornos diminuiram”. Outras atividades como “pesca e outras formas de captura parecem ter efeitos similares sobre uma ampla gama de outras espécies, incluindo peixes, invertebrados e plantas”. Para exemplificar isso, podemos citar a pesca comercial do bacalhau, que tem como alvo peixes maiores e mais velhos, que ocasionou a “redução na idade e no tamanho em que esses peixes se tornam sexualmente maduros. Para ver por que isso acontece”, afirmam os autores, “observe inicialmente que os bacalhaus que amadurecem em uma idade mais jovem

e com um tamanho menor são mais propensos a se reproduzir antes que sejam capturados”, ao contrário dos peixes mais velhos e maiores. Disso resulta que “os genes dos peixes que amadurecem em uma idade mais jovem e de menor tamanho têm mais probabilidade de serem passados para a próxima geração” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 136). Isso significa que, ao longo do tempo, “mais e mais peixes terão genes que codificam a maturidade sexual em uma idade mais jovem e de menor tamanho”, fato que se verifica também na caça ilegal de marfim, “que parece ter resultado em mudanças genéticas que ocasionaram o aumento de 62 para 90% na proporção de fêmeas de elefantes africanos sem presas (incisivos superiores) em um parque da África do Sul”, ao longo de 20 anos (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 137). Todos esses exemplos “ilustram como as populações podem mudar, ou *evoluir* ao longo do tempo (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 137, grifo dos autores).

A maior parte dos machos de carneiros selvagens “é morta quando tem entre 4 e 6 anos, [...] antes de ter gerado muitos descendentes; conseqüentemente, “a caça diminui a chance de que os alelos dos machos com um par de cornos bem desenvolvidos sejam passados para a geração seguinte. Em vez disso”, continuam os mesmos autores (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 155), “são os machos com cornos relativamente pequenos que geram a maior parte da progênie, transmitindo seus alelos para a próxima geração”, o que acarreta “o aumento da frequência de alelos codificando cornos pequenos, conduzindo assim, à redução observada ao longo de 30 anos no tamanho médio dos cornos”. Podemos dizer, então, que “a caça de troféus tem causado inadvertidamente seleção direcional em carneiros selvagens, favorecendo machos pequenos com cornos pequenos e alterando as frequências de alelos na população”. Vários outros exemplos podem ser descritos para mostrar que “os seres humanos têm causado mudanças evolutivas não intencionais” em diversas populações. “O declínio na frequência de raposas vermelhas (*Vulpes fulva*) com pelagem que tem uma tonalidade prateada, uma cor preferida pelos caçadores”. Outro exemplo, bastante corriqueiro, é sobre o uso de antibióticos, descobertos em torno de 1940, que inicialmente, “foi altamente efetivo contra bactérias que causam doenças e infecções fatais”. Porém, “esse uso proporcionou uma potente fonte de seleção direcional, levando à evolução de resistência aos antibióticos em populações de bactérias”. É por isso que, atualmente, os tratamentos com antibióticos às vezes falham”, mesmo com a administração de altas doses (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 155-156).



No capítulo sobre “A evolução das interações das espécies”, um dos experimentos que Ricklefs (2015, p. 320) descreve em “Ecólogos em campo” se intitula “Um contra-ataque para cada defesa”. Ele diz: “para avaliar se as relações entre os insetos e suas plantas hospedeiras são exemplos de co-evolução, o biólogo May Berenbaum, da Universidade de Illinois, estudou um sistema planta-herbívoro” semelhante à interação do besouro-bruxídeo-legume. Os membros da família da salsa (umbelíferas) “produzem muitos químicos defensivos”, como as furanocumarinas. “A via biossintética desses compostos leva do ácido paracumárico (que, sendo um precursor da lignina é encontrado [...] em todas as plantas) para as hidroxycumarinas e finalmente para as furanocumarinas” (RICKLEFS, 2015, p. 320). Elas ocorrem em duas formas químicas: “as furanocumarinas lineares (LFCs) e as angulares (AFCs)”, que aumentam sua toxicidade “à medida que se procede para baixo nesta via sintética” (RICKLEFS, 2015, p. 321). Algumas propriedades das hidroxycumarinas “são tóxicas para os herbívoros; os LFCs interferem com a replicação de DNA na presença de luz ultravioleta; e os AFCs interferem com o crescimento do herbívoro e a reprodução de forma [...] genérica (RICKLEFS, 2015, p. 321). O ácido paracumárico ocorre em pelo menos 100 famílias de plantas, e as hidroxycumarinas são encontradas somente em 31 famílias. Os LFCs estão presentes em 8 famílias, mas amplamente distribuídos em apenas duas delas: “as umbelíferas e as rutáceas (a família cítrica). Os AFCs são conhecidos somente em dois gêneros de legumes e dez de umbelíferas. Das espécies umbelíferas herbáceas do Estado de Nova Iorque, onde ocorreu a pesquisa, “algumas (especialmente aquelas que crescem em bosques com baixos níveis de luz ultravioleta) não possuem furanocumarinas, outras contêm somente LFCs e algumas contêm tanto LFCs quanto AFCs” (RICKLEFS, 2015, p. 321). Berenbaum coletou insetos herbívoros destas espécies vegetais e descobriu vários “padrões interessantes: (1) as plantas hospedeiras contendo tanto AFCs quanto LFCs foram, [...] surpreendentemente, atacadas por mais espécies de insetos do que as plantas com somente LFCs ou sem furanocumarinas”; a descoberta (2) é que “os insetos herbívoros encontrados em plantas AFC tendem a ser especialistas extremos em dietas, a maioria sendo encontrada em não mais do que três gêneros de plantas; e” o resultado (3) indica que “estes especialistas tenderam a ser abundantes comparados com os poucos generalistas encontrados nas plantas AFC e comparados com todos os herbívoros encontrados em plantas LFC ou em umbelíferas” que não possuem furanocumarinas.

Embora os LFCs e (especialmente) os AFCs efetivamente tenham detido a maioria dos insetos herbívoros, alguns gêneros de insetos que evoluíram para tolerar químicos têm obviamente se tornado especialistas de sucesso. A distribuição taxonômica de hidroxycumarinas, LFCs e AFCs ao longo da família umbelífera sugere que as plantas que contêm LFCs são um subconjunto daquelas contendo hidroxycumarinas, e que aquelas contendo AFCs são um subconjunto ainda menor daquelas contendo LFCs (RICKLEFS, 2015, p. 321).

Tal padrão “é consistente com uma sequência evolutiva de defesas das umbelíferas crescentemente tóxicas progredindo das hidroxycumarinas para os LFCs e AFCs” (RICKLEFS, 2015, p. 321). Além disso, “insetos que se especializam em plantas contendo LFCs pertencem aos grupos que caracteristicamente se alimentam de plantas” que têm hidroxycumarinas, enquanto “aqueles que se especializam em plantas contendo AFCs têm parentes próximos que podem se alimentar de plantas contendo LFCs”. Ricklefs (2015, p. 321) afirma que “essa história de evolução de defesas químicas por plantas e a resistência àquelas defesas por certos grupos de insetos é um tanto conjectural, baseado na lógica das relações evolutivas dos táxons envolvidos”, uma vez que “não temos como observar diretamente tais interações evolutivas se desdobrando”.

Para encerrar essa seção “ilustrativa”, vamos descrever um último caso, que Cain, Bowman e Hacker (2018, p. 160) chamam de “A história do Nemo”. Cada tipo de organismo produz um prole variada: “uma gramínea produz sementes de poucos milímetros de comprimento, capazes de esperarem enterradas por muitos anos até que as condições sejam favoráveis”. Já, “uma estrela-do-mar lança centenas de milhares de ovos microscópicos que se desenvolvem ao sabor das correntes oceânicas”. Por outro lado, “um rinoceronte produz apenas um filhote por gestação, que se desenvolve no útero por 16 a 18 meses e é capaz de caminhar bem vários dias depois do nascimento”, necessitando de “um ano de cuidado antes de se tornar totalmente independente”. Aí estão algumas possibilidades que descrevem os meios pelos quais os animais se reproduzem, e é comum nós representarmos a vida de outros animais tendo como ponto de partida, as nossas. Isso aconteceu no desenho animado produzido pela Pixar, “Procurando Nemo”, “o peixe-palhaço [que] vive em uma família com mãe, pai e vários outros peixes jovens”. Só que Nemo perde a mãe para um peixe predador, e aí “seu pai assume

as tarefas de sua criação. Porém, em uma versão mais realista da história, após a perda da parceira, o pai do Nemo teria feito algo menos previsível: ele teria mudado o sexo e se transformado em fêmea” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 160). Os autores lembram que “a correspondência entre o filme e a biologia é quebrada desde o momento em que Nemo perde sua mãe. Peixes-palhaço passam toda sua vida adulta em uma simples anêmona-do-mar”, estabelecendo uma relação mutualística, pois “a anêmona protege o peixe-palhaço desferindo ferroadas urticantes em seus predadores, mas o próprio peixe-palhaço fica imune a essas ferroadas”, enquanto o peixe-palhaço beneficia a anêmona “comendo seus parasitas ou afastando seus predadores”. Cada anêmona pode ser habitada por dois a seis peixes-palhaço, numa convivência nada semelhante a de uma família humana, pois não possuem nenhum vínculo de parentesco (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 160). “O peixe-palhaço que mora em uma anêmona obedece a uma hierarquia rigorosa com base no tamanho dos indivíduos (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 161). O peixe maior na anêmona é uma fêmea, depois, vem “o segundo em tamanho, [que] é o macho para a procriação. Os peixes restantes são sexualmente imaturos, incapazes de se reproduzir”. Se, como no filme, a fêmea morrer, “o macho reprodutor passa por um estirão de crescimento e muda o sexo para se tornar uma fêmea, enquanto o peixe imaturo maior ganha corpo, tornando-se o novo macho reprodutor”. Depois de copular com a fêmea, é o peixe-palhaço procriador “que cuida dos ovos fertilizados até eles eclodirem. Os peixes recém-nascidos deixam a anêmona para viver no mar aberto, longe do recife de corais infestado por predadores naturais”. Passado algum tempo, os jovens peixes acabam retornando ao coral e se desenvolvendo em juvenis” e procuram uma anêmona para habitar. “Quando um peixe juvenil entra em uma anêmona, o peixe residente apenas permite que ele fique se houver espaço suficiente”; quando não há, “os jovens peixes são expulsos” e ficam vulneráveis “a uma vida sem proteção no recife de corais”. Os autores comentam que o ciclo de vida do peixe-palhaço é tão colorido quanto ele: “expulsões, hierarquias, mudanças de sexo”. Não há dúvida “que os organismos chegaram a uma vasta solução para o problema básico da reprodução”, estratégias “bem adequadas para lidar com os desafios e as limitações do ambiente em que cada espécie vive”.

Mas, “por que um peixe-palhaço macho que perdeu sua parceira se torna uma fêmea, em vez de procurar uma nova parceira?” (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2018, p. 179). É importante lembrar que nos peixes-palhaço, “o número de ovos que um indivíduo pode produzir é proporcional a seu tamanho. Assim, os indivíduos maiores podem

produzir mais ovos e presumivelmente sua prole tem mais chances de sobreviver”, enquanto que os indivíduos menores produzem espermatozoides menores “e exigem menos recursos para serem produzidos”. É por isso que “nos peixes-palhaço e em muitos outros animais, as fêmeas são maiores que os machos”. O hermafroditismo sequencial, que são as alterações durante o ciclo de vida, são comuns em pelo menos “18 famílias de peixes e em muitos grupos de invertebrados”. Alguns pesquisadores “formularam a hipótese de que essas alterações devem ser programadas para aproveitar ao máximo o potencial reprodutivo dos diferentes sexos em diferentes tamanhos”, o que de fato, “parece ocorrer”. Isso explicaria “as mudanças de sexo em peixes-palhaço e o tempo de tais mudanças relativas ao tamanho, mas”, ainda “deixa sem resposta a questão de como uma hierarquia de peixes é mantida dentro de cada anêmona”. Peter Buston, estudante de pós-graduação na Cornell University quis responder essa questão. Para tanto, “realizou experiências” com o peixe-palhaço da espécie *Amphiprion percula*, “que vive em recifes de coral de Papua Nova Guiné”. Suas descobertas mostraram “que cada peixe-palhaço mantém a hierarquia de tamanho rigorosa permanecendo menor do que o peixe à sua frente na linha do tempo e maior do que o peixe após ele”. Acontecerá uma luta “se o peixe crescer até um tamanho muito próximo ao de seu superior na mesma colônia”, tendo frequentemente como resultado, a morte ou a expulsão do peixe menor da anêmona. “Buston sugeriu que o peixe-palhaço regula o próprio crescimento para evitar conflitos”. Ele “também manipulou grupos de peixes-palhaço removendo os machos reprodutores das anêmonas e medindo o crescimento dos indivíduos restantes”, constatando assim, “que o maior macho não reprodutor cresceu apenas o suficiente para assumir o papel do macho reprodutor, evitando crescer muito” para não ameaçar “a dominância da fêmea. Da mesma forma, o macho seguinte nessa hierarquia cresceu apenas o necessário para ocupar o lugar do peixe que se tornou o macho reprodutor, e assim por diante”, ficando evidente que, dessa maneira, “os peixes-palhaço evitam o conflito com seus grupos sociais mediante um controle notável sobre taxas de crescimento e status reprodutivo”.

Enfim, esperamos, por meio desses exemplos, ter demonstrado as questões pertinentes à ecologia de populações e à ecologia evolutiva, ou seja, esclarecido que quando respondemos questões referentes à Ecologia de Populações, estamos preocupados com variações nas taxas de mortalidade, natalidade, taxas de crescimento  $r$  e  $K$ , enquanto na Ecologia Evolutiva consideramos essas populações como linhagens, suscetíveis a mudanças herdáveis de geração em geração, que constituem seu genótipo

e impactam sua evolução, em interação com o seu ambiente. Além disso, esperamos ter evidenciado que todo fenômeno do mundo vivo comporta questões próximas e remotas; quer dizer, enquanto os experimentos em Ecologia de Populações evidenciaram uma biologia funcional de causas próximas, e os experimentos em Ecologia Evolutiva evidenciaram uma biologia evolutiva de causas remotas, as perguntas “como?” e “por quê?”, podem e devem ser feitas em ambos os domínios de investigação para que possamos compreender plenamente os fenômenos biológicos.

Importa dizer, ainda, que exemplos de experimentos realizados nesses campos de estudo estão dispersos ao longo de toda esta tese, são recorrentes e constantes. Agora, para começar a próxima seção, convém lembrar de Mayr e seu exemplo da migração de aves... até as “Considerações finais”, muitos outros aparecerão.

## 7 CRÍTICAS À DICOTOMIA PRÓXIMO-REMOTO

Assim como Ariew, Laland et al (2011, p. 1512) argumentam que o relato de Mayr da causalidade na biologia, em 1961, “permanece amplamente aceito hoje, com ramificações positivas e negativas” evidentes nos debates “sobre evolução e desenvolvimento, construção de nicho, cooperação e evolução da linguagem”, questões estas, ligadas “por um eixo comum de aceitação/rejeição do modelo de causalidade de Mayr”. Entretanto, Laland et. al (2011, p. 1512) afirmam que “a formulação de Mayr atuou para estabilizar o paradigma evolutivo dominante contra a mudança”, como expusemos na subseção “4.2 Ernst Mayr como um marco”. Porém, esses autores acreditam que, atualmente, a dicotomia próximo-remoto “pode dificultar o progresso nas ciências biológicas”, uma afirmação da qual discordamos totalmente. O que estamos defendendo no presente estudo, é que a distinção entre uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas é fundamental para a compreensão epistemológica das ciências biológicas. Por esta razão, discutiremos as principais críticas de autores como Ariew (2003) e Laland et. al. (2011, 2013), e, posteriormente defenderemos uma reformulação de alguns aspectos da dicotomia, em concordância com os trabalhos desenvolvidos por Caponi (2008, 2014a), o que, a nosso ver, permitirá manter a validade da distinção.

Alguns anos após ter proposto a distinção entre causas próximas e causas remotas, Ernst Mayr queixou-se que as pessoas ainda misturavam muito esses dois tipos de causalidade (ARIEW, 2003). Responder por que muitos não conseguem fazer essa distinção corretamente foi um dos objetivos de Ariew (2003) ao escrever um artigo quarenta e um anos após a publicação de *Causa e efeito na biologia*. Dentre as respostas possíveis, Ariew oferece uma análise crítica das implicações que a formulação de Mayr tem nas explicações biológicas (ARIEW, 2003).

Para André Ariew (2003) alguns dos conceitos utilizados por Mayr para distinguir causas próximas de causas remotas estão errados. Isso acontece quando “Mayr trata a ‘evolução’ como sinônimo de ‘seleção natural’, apesar do fato de que a seleção natural é apenas uma das muitas explicações para mudanças evolutivas. Migração, mutação, deriva são alguns outros”, e portanto, deveriam ser incluídos na concepção de explicação dos fenômenos biológicos por causas remotas (ARIEW, 2003, p. 553-554). Para resolver isso, Ariew (2003, p. 554) propõe uma reestruturação da distinção, cujos fundamentos ainda se encontram em Mayr, - embora certamente este último não a endossaria -, que começa pela eliminação das afirmações consideradas falsas, para a seguir

diferenciar “explicações causais de dois eventos de desenvolvimento e explicações a nível populacional de eventos evolutivos”.

Ao analisar como Mayr caracteriza as causas próximas, com o exemplo da migração da toutinegra [causas 3 e 4], Ariew (2003, p. 554-555) pretende responder “Como os processos fisiológicos e de desenvolvimento são subsumidos em ‘causas próximas’?”; ele constata que nenhum dos dois exemplos de Mayr referem-se ao desenvolvimento de pássaros e sim, “às capacidades adultas totalmente formadas da toutinegra”. Ariew (2003, p. 555) prossegue afirmando que Mayr “acha que a morfologia funcional está bem equipada para responder às questões de desenvolvimento”; mas ele se equivoca quando “leva o desenvolvimento a estar dentro do domínio da biologia molecular na medida em que os biólogos do desenvolvimento ‘decodificam o programa genético’. Para Ariew isto é um engano; porém, por razões metodológicas, ele concorda com Mayr quanto ao pensamento de que “o método analítico de morfologia funcional é adequado para o estudo do desenvolvimento”, pois

ao realizar análises funcionais sobre certos elementos estruturais (ou certos estágios de desenvolvimento de elementos estruturais), você responde duas questões: ‘Como funciona o elemento?’ E ‘Como o elemento contribui para o desenvolvimento da maior capacidade em questão?’ (ARIEW, 2003, p. 556).

A partir dessas duas questões, Ariew (2003, p. 555) reconstrói a dicotomia próximo-remoto, com uma ressalva: a substituição do conceito de ‘causa remota’ de Mayr pelo conceito de ‘explicação evolutiva’”. O mesmo autor (ARIEW, 2003, p. 555-556) também chama a atenção para a superficialidade de Mayr ao usar a metáfora da teoria da informação – programa genético – para definir as causas próximas: o desenvolvimento envolve muito mais do que moléculas de DNA, é resultado de uma interação entre o ambiente, mecanismos extracelulares e interação entre os genes. Assim, “é mais apropriado definir causas próximas em termos de capacidade causal de elementos estruturais”. Todavia, quanto a essa crítica, atualmente muito questionada, é preciso recordar, em concordância com Caponi (2014a, p. 18) que,

a linguagem de Mayr, é verdade, pode parecer-nos um pouco obsoleta [...] mas essa forma de falar, tão típica do darwinismo neo-sintético posterior a 1960, não tem porque nos levar a pensar que Mayr negue ou menospreze a importância desses outros fatores evolutivos [...].

Isso também fica evidente, quando alguns anos depois, Mayr escreve um artigo na tentativa de dirimir algumas críticas à polaridade. Ele afirma que François Jacob “considera qualquer crença em uma contribuição genética para um componente do fenótipo como ‘determinismo genético’”, e isso chega a ser um enigma para Mayr:

por que tantos autores parecem ter tantos problemas para entender que a maioria dos componentes do fenótipo são afetados tanto pela herança quanto pelo meio ambiente, quando é sabido que a ‘norma de reação’ do genótipo às vezes é muito ampla (MAYR, 1993, p. 93).

Prosseguindo, Ariew (2003, p. 557) analisa como Mayr aborda as causas remotas e concorda com o fato de que os biólogos evolutivos estão interessados em responder questões “sobre como determinadas características se tornaram prevalentes nas populações”. Porém, ele discorda do restante da caracterização de Mayr, enumerando as seguintes constatações: “1) A seleção natural é a única explicação para a diversidade da natureza, portanto, o ‘remoto’ refere-se apenas a explicações de seleção natural”. 2) Que para o termo remoto “as explicações evolutivas são essencialmente históricas”, 3) implicando assim, que “elas não são intencionais. 4) Tanto ‘remoto’ como ‘próximo’ referem-se a processos causais de nível individual. Eu não concordo com tudo isso”, diz ele (ARIEW, 2003, p. 557).

Como alternativa, Ariew (2003, p. 557-558) afirma que, em primeiro lugar,

talvez de forma incontestável, o termo ‘explicações evolutivas’ deve substituir ‘explicações remotas’ (em parte porque existem outras explicações evolutivas além das explicações de seleção natural e seria difícil imaginar alguém aceitando, digamos, deriva genética como uma espécie de explicação ‘remota’). Em segundo lugar, o que distingue as explicações evolutivas das explicações causais de nível ‘próximo’ ou de nível individual é que o primeiro tipo de explicação é uma explicação estatística ao nível de população.

Ainda, sobre as causas remotas, Ariew (2003, p. 558) afirma que Mayr “identifica apenas as questões históricas pelas quais os biólogos evolutivos procuram respostas” e isso torna a sua concepção da biologia evolutiva muito restrita. “Ele não fornece nenhuma razão para pensar que os biólogos evolutivos não devem fazer perguntas não-históricas”, como por exemplo, “perguntar se uma característica é mantida pela seleção



natural. Ou, de uma característica que atualmente está se espalhando pela população, se a sua propagação é o resultado de seleção natural ou deriva ou algum outro meio evolutivo” (ARIEW, 2003, p. 558).

Para Ariew (2003, p. 560) “explicações por causas próximas respondem a questões causais de indivíduos e as explicações por causas remotas respondem a perguntas sobre a prevalência e manutenção de traços em uma população”. Ele considera as explicações por causas próximas e por causas remotas “distintas, irreduzíveis e ambas indispensáveis” (ARIEW, 2003, p. 560), desenvolvendo o seguinte argumento para a interpretação de que Mayr,

ao se referir às explicações remotas (evolutivas) e próximas como ‘causais’, [...] está aberto à acusação de que as causas remotas são dispensáveis à luz de uma descrição das causas próximas que contribuem para o sucesso ou falha reprodutiva de cada indivíduo (ARIEW, 2003, p. 561).

Conforme Ariew (2003, p. 561) “as causas próximas das histórias de vida individuais variam entre indivíduos em uma população”. Quer dizer, “nenhum indivíduo vive e morre exatamente da mesma maneira ou necessariamente dá à luz o mesmo número de indivíduos”. Essa constatação evidencia que, “depois de traçar causas próximas para cada indivíduo em uma população, há algo que resta a explicar, a saber, o que algumas dessas histórias de vida díspares têm em comum e que as diferenciam de seus co-específicos”. Fica claro que as explicações remotas “identificam essas semelhanças em termos de propriedades estatísticas de uma população em evolução, variando de acordo com “o conjunto de indivíduos, tomados como uma classe”, enquanto as “explicações próximas são explicações causais de nível individual que vão além das histórias de vida individuais” (ARIEW, 2003, p. 561).

No entanto, um ponto em que há concordância entre Ariew e Mayr é quanto a principal característica das explicações por causas remotas, que pretendem explicar a diversidade da vida. Contudo, Ariew diz que o conceito de “remoto” elaborado por Ernst Mayr “não pode se vangloriar desta característica, pois ‘remoto’ se refere a um processo ou força dinâmica, em vez de uma explicação de padrões gerais dentro de um conjunto de processos” (ARIEW, 2003, p. 563-564). Nesse sentido, é importante lembrar o que distingue e é indispensável nas “explicações evolutivas por seleção natural”: “as peculiaridades do traço”, da característica em questão, “selecionam [...] importantes padrões gerais que unificam os eventos evolutivos sob uma única descrição” e, tais

padrões gerais, estão ausentes nas explicações de causas próximas (ARIEW, 2003, p. 563).

Para Ariew (2003, p. 564) as explicações por causas próximas “são dinâmicas, pois citam as propriedades causais durante a vida de um indivíduo, incluindo processos fisiológicos e de desenvolvimento”, enquanto que as “explicações evolutivas (que substituem a ‘causa remota’ de Mayr) não são dinâmicas”, são “explicações estatísticas que se referem a eventos de nível conjunto que rastreiam tendências em populações, em vez dos caprichos de eventos causais em nível individual”. Ou seja, calculando “a média das diferenças em nível individual, as explicações evolutivas selecionam padrões em comum a todos os eventos evolutivos”, e é nesse aspecto que a teoria da seleção natural se destaca, ao unificar “um fenômeno evolutivo díspar sob uma descrição explicativa” (ARIEW, 2003, p. 564).

De fato, a teoria da seleção natural nos conduz ao estudo de “como as relações dos organismos com seu ambiente (causalidade próxima) impactam na evolução (causalidade remota), gerando mudança evolutiva, e como essa mesma relação tem evoluído como efeito da seleção natural” (CAPONI, 2008, p. 138). Contudo,

ainda que seja certo que para a Teoria da seleção natural os fenômenos evolutivos são sempre fenômenos populacionais, isso não implica que todo fenômeno populacional seja um fenômeno evolutivo nem tampouco que qualquer variável que tenha efeitos nesse domínio seja, por si, um fator evolutivo ou uma causa remota. (CAPONI, 2008, p. 126)

Caponi (2008, p. 129) argumenta que “é na sua apresentação da chamada causa ecológica do comportamento em questão, onde, me parece, Mayr propicia, ou põe em evidência, uma identificação incorreta entre fatores ecológicos e fatores evolutivos”. Ao apontar o fator ecológico como uma causa remota, “Mayr parece sugerir que todo fator ambiental que afete o ciclo vital de um organismo constitui uma pressão seletiva; e isso [...] constitui um erro” (CAPONI, 2008, p. 130). Ademais, “uma análise ecológica, em síntese, não configura, por si mesma, uma análise evolutiva e a identificação da relevância de uma característica na ecologia, ou no ciclo vital de um ser vivo, não é o mesmo que explicar tal característica em termos de causas remotas” (CAPONI, 2008, p.132).

Para Laland et al (2011, p. 1512) não há dúvida de que o exemplo escolhido por Ernst Mayr para ilustrar a causalidade na biologia cumpre

bem seu objetivo, pois a migração de aves, conforme os autores enumeram,

(i) é claramente um comportamento evoluído, e, como é custoso, [...] possui algumas explicações seletivas. (ii) Como as aves evoluíram a partir de dinossauros sem voo, a migração provavelmente não é a condição primitiva da vida das aves, deixando a linha de base explicativa relativamente não ambígua. (iii) A migração é uma resposta a características autônomas e independentes do ambiente, características não alteradas pelo fato da migração. Para explicar a migração, não é necessário, digamos, explicar a relação entre sazonalidade e inclinação axial da Terra. (iv) Os pesquisadores podem compreender a fisiologia da migração sem entender as pressões de seleção que favoreceram essa fisiologia e vice-versa.

No entanto, esses mesmos autores (LALAND et. al., 2011, p. 1512) citam casos como a seleção intersexual, por exemplo, que tem uma causação recíproca, ou seja, “mecanismos próximos formam e respondem à seleção, permitindo que os processos de desenvolvimento sejam caracterizados em explicações próximas e remotas”. Ainda, “nos processos recíprocos, as explicações remotas devem incluir um relato das fontes de seleção (como estas são modificadas pelo processo evolutivo), bem como as causas dos fenótipos sujeitos à seleção” (LALAND et al., 2011, p. 1512).

Laland et. al. (2011, p. 1515) concordam que a posição de Mayr continua válida num aspecto: as causas próximas e as causas remotas não são alternativas, são complementares, pois “sempre haverá perguntas do tipo como e por que, e suas respostas serão sempre complementares e não conflitantes”. No mais, eles afirmam que a biologia pode ser melhor entendida se considerarmos o papel da causalidade recíproca, algo ausente no artigo de Mayr, que trata da causalidade, com o exemplo da migração da *toutinegra*, de maneira unidirecional (LALAND et. al, 2011).

De acordo com Laland et. al (2013, p. 720) “o artigo de Mayr teve uma influência massiva na definição de como a maioria dos biólogos entende a causalidade”. Ao tentarmos compreender o exemplo da migração de aves escolhido por Mayr, “precisamos entender por que os pássaros migram (sua vantagem seletiva) e como eles migram (como eles cronometram suas migrações, como navegam, etc.)”. Para os mesmos autores, não há problema com a utilidade da distinção próximo-remoto, e o valor de uma distinção lógica entre respostas a perguntas do tipo como

e por que é cada vez mais reconhecido (LALAND et. al., 2013, p. 720). Todavia, existem “problemas práticos e conceituais associados à sua implementação”, de modo que “essa estrutura dicotômica está atualmente impedindo o progresso em várias áreas da biologia” (LALAND et. al., 2013, p. 720-721). Uma das alegações

é que a distinção próximo-remoto desencoraja a consideração da maneira pela qual os processos ontogenéticos podem definir a agenda evolutiva, por exemplo, introduzindo inovações, canalizando variações ou iniciando episódios evolutivos através da modificação das pressões seletivas (LALAND et. al., 2013, p. 721).

Os autores argumentam que há vários outros exemplos de causalidade recíproca, como na “coevolução, seleção de habitat, evolução social”, que confrontam a ideia de Mayr e refletem que a causalidade na biologia pode e deve ser caracterizada de outra maneira, mais matizada, “quebrando a associação de Mayr de próximo com ontogenia e o remoto com a filogenia” (LALAND et. al., 2011, p. 1512). No artigo “*More on how and why: cause and effect in biology revisited*”, Laland et al (2013, p. 719) expandem seu “argumento anterior (Laland et al., 2011) [de] que a biologia evolutiva seria melhor servida por um conceito de causação recíproca, em que a causação é percebida para percorrer os sistemas biológicos recursivamente”, além de sugerir “que é improvável que uma nova síntese evolutiva surja sem essa mudança no pensamento sobre causação”.

Laland et al. (2011, 2013) destacam quatro debates contemporâneos que giram em torno da dicotomia próximo-remoto. O primeiro deles é a biologia evolutiva do desenvolvimento, onde “os processos de desenvolvimento são vistos por muitos autores como não apenas resultados de programas genéticos moldados pela seleção natural, mas também, como tendo um impacto sobre a taxa ou direção da evolução” (LALAND et. al., 2013, p. 722). Além de reconhecer a importância das restrições de desenvolvimento na evolução, alguns pesquisadores “vão além e argumentam, em primeiro lugar, que as diferenças de linhagem na labilidade do desenvolvimento podem explicar diferenças nas taxas de diversificação evolutiva e, segundo, que a variação fenotípica induzida ambientalmente tem potencial evolutivo” (LALAND et. al., 2013, p. 722). Se de fato isso ocorre, continuam Laland, et al. (2013, p. 722), “grande parte da mudança adaptativa evolutiva pode ter sua origem em respostas plásticas a novos ambientes, posteriormente seguidos por mudanças genéticas que estabilizam e aperfeiçoam esses

fenótipos, e não o contrário”. Historicamente, esses argumentos se originaram de uma crítica à seleção natural como força criativa, todos eles tendo em comum “a característica fundamental de que a origem das adaptações no desenvolvimento se torna parte de uma explicação evolutiva, algo ignorado “na Síntese Moderna”, uma vez que, na opinião dos autores, “a ‘questão da origem’ foi reduzida a mutações com efeitos pequenos e aleatórios no fenótipo” (LALAND et. al., 2013, p. 722).

Para Ron Amundson (2005), os resultados da biologia evolutiva do desenvolvimento também poderiam exigir uma revisão da distinção entre causas próximas e causas remotas. Porém, conforme Caponi (2008, p. 122) essa é só uma primeira impressão: “a primeira vista, pelo menos, o estudo sobre como o desenvolvimento pode incidir na senda e na sequência das mudanças evolutivas”, pareceria não estar se encaixando adequadamente na dicotomia, o que poderia indicar “que a distinção entre essas duas ordens causais [...] talvez não seja tão clara e estrita como Mayr pretendia” (CAPONI, 2008, p. 122).

Outro debate atual é quanto “ao conceito de construção de nicho [que] enfatiza como os organismos modificam seu ambiente e, portanto, regimes seletivos”, ou seja,

os traços fenotípicos que alteram o meio ambiente (construtores de nicho) dos organismos são retratados como co-evoluindo com outras características na mesma população cuja aptidão é uma função de fatores modificados pelo organismo no ambiente (LALAND et al., 2013, p. 723).

Essas pesquisas são realizadas na interface entre ecologia e evolução, e para melhor entendê-las, os autores usam como exemplo as minhocas: elas “modificam a estrutura e a química dos solos em que vivem, conseqüentemente, “modificam a seleção agindo sobre si mesmas”, o que pode acarretar mudanças “físicas em seus órgãos de equilíbrio de água (LALAND et al., 2013, p. 723). Diríamos, então, conforme Laland et al. (2013, p. 723), que a “explicação remota do comportamento de processamento do solo pela minhoca” é resultado da “seleção proveniente de um ambiente de solo, mas uma causa substancial do ambiente do solo é a atividade de construção de nicho de minhocas ancestrais”; assim, “embora o ambiente seletivo seja basicamente abiótico, ele pode ser visto como evoluindo dinamicamente, de maneira semelhante à co-evolução (LALAND et al., 2013, p. 723).

Para Laland et al. (2013, p. 723), estudos sobre a cooperação humana esclarecem mais facilmente “a importância da plasticidade e da construção de nicho” e geralmente, possuem duas maneiras de serem

abordados: a primeira “se baseia em modelos formais que abrangem a seleção multinível, e em explicações que enfatizam processos ontogenéticos, como imitação e ensino”, ou “ forte reciprocidade como causalmente envolvida na formação de fenótipos disponíveis para seleção ou como fontes de seleção”. Outra alternativa dá ênfase à “aptidão inclusiva e insiste que a transmissão cultural (muitas vezes integrante de modelos de cooperação de seleção multinível) seja tratada como um aspecto da biologia próxima, não evolutiva”. Os autores explicam que “a primeira pesquisa foi criticada pois mistura as questões como e por que; dentre os principais críticos estão autores como “West et al., Fehr, Boyd, Richerson e outros”, que na visão de Laland et al. (2013, p. 723) “entendem erroneamente uma hipótese próxima como uma solução para uma questão fundamental”. Assim, “forte reciprocidade ou evolução cultural não são respostas para a pergunta ‘Por que cooperar?’, uma vez que “tais respostas invocam uma pressão de seleção, e a pressão de seleção deve logicamente preceder o mecanismo selecionado” (LALAND et al., 2013, p. 723). Já outros críticos argumentam “que os mecanismos próximos modificam a seleção que age sobre os indivíduos e, portanto, devem figurar nas explicações evolutivas” e, nessa perspectiva, por exemplo, “uma forte reciprocidade poderia criar ou modificar as pressões de seleção que favorecem a cooperação, se as preferências baseadas em normas, talvez explorando predisposições mais antigas, gerassem um *feedback* seletivo (LALAND et al., 2013, p. 723).

Nos estudos de evolução cultural, a diferença com que os pesquisadores tratam a distinção próximo-remoto é comum quando consideram “aspectos da cognição humana e da sociedade – características da linguagem, leitura, escrita, normas, comportamento cooperativo, instituições e tecnologia – podem”, de acordo com Laland et al. (LALAND et al., 2013, p. 723), ser “moldados por um processo de ‘evolução cultural’”. No entanto, “isso não é o mesmo que a seleção natural agindo sobre a variação cultural de acordo com os ditames da aptidão biológica”, pois, nesse caso, “a mudança fenotípica ocorre através da retenção diferencial e disseminação do conhecimento adquirido, ao invés de diferenças na aptidão inclusiva dos portadores humanos, embora os dois processos possam interagir” (LALAND et al., 2013, p. 723).

Como afirmamos anteriormente, Laland et al. (2013, p. 725) acreditam que é útil contrastar a dicotomia de Mayr com o que chamam de “causação recíproca”, sugerindo inclusive, a substituição da distinção próximo-remoto por esse conceito de causalidade, argumentando que “quando uma característica evolui através da seleção intersexual, por exemplo, a fonte de pressão seletiva é em si mesma um caráter em

evolução”. Em outras palavras, “a cauda de um pavão evolui através de preferências de acasalamento das fêmeas, e essas preferências co-evoluem com a característica masculina”; assim, “a ‘explicação remota’ para o traço masculino é a existência prévia de preferências femininas, manifestada proximamente em decisões diferenciais de escolha entre parceiros” (LALAND et al., 2013, p. 725). Do mesmo modo, “a explicação remota para as preferências de acasalamento das fêmeas é a existência prévia de variação na cauda do pavão associada à aptidão”. Com esse exemplo, os autores afirmam que precisamos considerar dois pontos: “primeiro, a causalidade é recíproca, o que significa que as explicações remotas “devem incluir um relato das fontes de seleção [...] quando elas são modificadas pelo próprio processo evolutivo”, como já mencionamos. O segundo ponto a ser levado em conta, é que

os processos de desenvolvimento tornam-se relevantes para os relatos evolutivos, pois contribuem para os padrões de seleção nos fenótipos masculino e feminino. Mecanismos próximos modelam e respondem à seleção, permitindo que os processos de desenvolvimento apareçam nas explicações próximas e remotas (LALAND et al., 2013, p. 726).

Em seguida, Laland et al. (2013, p. 726) enfatizam que a plasticidade fenotípica é “onipresente” e consequentemente, “evolutiva”, pois, “os fenótipos induzidos ambientalmente podem ter um potencial evolutivo se houver variação hereditária na medida em que os indivíduos mantêm um fenótipo funcional”. Assim, “as modificações ambientais derivadas de organismos não fluem apenas das adaptações biológicas [deles], mas também decorrem de sua plasticidade de desenvolvimento, seus subprodutos e seus caracteres adquiridos” (LALAND et al., 2013, p. 727).

Por ora, é suficiente essa breve exposição de algumas questões que Laland et al. (2013) afirmam que a dicotomia de Mayr, ou não contempla, ou dificulta o entendimento. Veremos, em “Respondendo às críticas...”, até que ponto, se é que o fazem, elas tornam a distinção obsoleta.

## 8 AJUSTANDO A DISTINÇÃO PRÓXIMO-REMOTO

Concordamos com Mayr (1998, p. 39) quando ele afirma que  
na ciência biológica, e isso talvez seja mais verdadeiro para a biologia evolutiva do que para a biologia funcional, muitos dos maiores progressos foram devidos à introdução de novos conceitos, ou à melhoria dos conceitos já existentes.

Acreditamos que essa frase tem uma importância fundamental para o que queremos defender nas linhas que seguem: pequenos ajustes na dicotomia próximo-remoto, que possibilitarão uma melhor compreensão e a manutenção de sua validade para explicar os fenômenos do mundo orgânico. Tendo a frase supracitada em mente, comecemos por rememorar um acontecimento de longa data.

No ano de 1993, Ernst Mayr (1993) escreveu um artigo para responder alguns dos questionamentos que seu manuscrito de 1961 “Causa e efeito na Biologia” havia suscitado. Ele criticou a atitude de outro pesquisador – François Jacob – que para obter clareza, recorreu a um dicionário em busca de uma definição para a palavra remoto [*ultimate*]. Mayr (1993, p. 93-94) afirma: “sempre me pareceu um procedimento duvidoso procurar em um dicionário informações autorizadas sobre um termo científico”, pois os dicionários estão cerca de “20 a 50 anos” atrasados em relação aos termos científicos. “É preciso lembrar que as terminologias científicas geralmente são retiradas da linguagem diária e muitas vezes são sobrecarregadas por essa herança”, a exemplo do que aconteceu com o termo seleção natural. Isto é válido também para o termo “remoto”, “um termo que parece voltar até a teologia natural, e originalmente significava ‘causado por Deus’ ou ‘estabelecido no momento da Criação’” (MAYR, 1993, p. 94). Porém, o mesmo autor esclarece que “quando Baker e Lack reintroduziram esta terminologia”, ela tinha o significado de “causalidade evolutiva”.

Para “eliminar o impedimento histórico do termo remoto, Mayr (1993, p. 94) explica que usou na maior parte dos seus “trabalhos recentes o termo ‘evolutivo’ em vez de causalidade remota”, uma vez que também não queria uma definição de dicionário, ele indicou que “causalidade remota significa uma causalidade responsável pela modelagem do programa genético”, enfatizando que “se François tivesse prestado atenção a essa definição específica, ele não precisaria lutar e refutar todos os significados irrelevantes de ‘*ultimate*’”.

Caponi (2014a, p. 25) diz que



em certo sentido, e como Mayr mesmo faz quando a remonta a Boyle, a distinção entre causas próximas e remotas pode ser considerada como um eco distorcido daquela distinção entre causas primeiras e causas segundas, ou entre causas primeiras e causas próximas, ou inclusive entre causas últimas e causas próximas, que começa a insinuar-se nos albores da ciência moderna.

Por muitas vezes, dependendo do contexto, “as causas remotas estiveram sempre associadas a algo que escapava ao domínio da ciência natural, mas, “a dicotomia evolutiva entre causas próximas e remotas remete, claramente, a duas ordens da causação natural” (CAPONI, 2014a, p. 25). Contudo, “a semelhança terminológica, que ao traduzir ‘ultimate’ por ‘remoto’ certamente se obscurece, não é causal, nem é um caso de convergência”, segundo Caponi (2014a, p. 25). Para o autor, “ela se explica genealógicamente, por filiação compartilhada”, quer dizer, “a polaridade evolutiva deriva da polaridade clássica. Os biólogos evolutivos recorreram a ela para delimitar e reivindicar seus objetivos”, pois, “a teoria da seleção natural lhe dava eficácia causal”, a razão de ser, uma vez que “a utilidade, a vantagem podia ter valor explicativo. O que o pensamento teológico atribuía à causas remotas de caráter sobrenatural”, a teoria da seleção natural de Darwin “atribuía à uma causa natural e, nesse sentido, segunda. Mas, na medida em que essa causa se identificava com a razão de ser das estruturas e processos biológicos, ela podia merecer o rótulo de ‘causa remota’” (CAPONI, 2014a, p. 25-26).

Esclarecer isso é muito importante devido, não somente, à questão da tradução do termo “ultimate”, mas também para dissociar os termos próximo-remoto da ideia de proximidade ou distanciamento ao longo do tempo. Já afirmamos anteriormente que a substituição dos termos “causas remotas” por “causas evolutivas” evitaria muita confusão, já que “*ultimate*” é traduzido para o português como “remoto”, “evolutivo” a até mesmo, “distante”. Dito isso, tendo em mente a frase de Caponi (2008, p. 139): “não sempre grandes mudanças teóricas exigem grandes mudanças epistemológicas: às vezes é suficiente com algumas precisões adicionais”, vamos “pensar nas populações como linhagens”.

## 8.1 PENSAR EM POPULAÇÕES COMO LINHAGENS

Para melhor compreender a contraposição entre uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas, é fundamental distinguir organismos de linhagens, uma abordagem

proposta por Caponi (2014a) que consideramos imprescindível para manter a validade da dicotomia consagrada por Mayr em 1961. Começamos por considerar, de acordo com o mesmo autor (CAPONI, 2014a, p. 17) que a biologia funcional abrange

todo o amplo conjunto de disciplinas biológicas ocupadas no estudo das causas próximas que, atuando a nível dos organismos individuais, nos explicam, não somente como os fenômenos vitais se conectam e integram na constituição [desenvolvimento] e no funcionamento [fisiologia] dessas estruturas; senão que também nos permitem entender como esses organismos individuais interagem com seu meio biótico e abiótico.

Por sua vez, a biologia evolutiva preocupa-se com as causas remotas que atuam em e sobre as linhagens, e nos possibilita explicar as características que os organismos apresentaram ou apresentam (CAPONI, 2014a, p. 17). Ou seja, enquanto as causas próximas “modificam estados de organismos”, as causas remotas “modificam estados nos caracteres de linhagens. E é em ditos estados que os efeitos das causas remotas se verificam” (CAPONI, 2014a, p. 17). Por exemplo, prossegue Caponi (2014a, p. 17) “o que produz uma mudança em um organismo, nutre, dana ou o mata, não é uma causa remota: é uma causa próxima”. Fica claro, então, que “sem essas causas próximas que afetam os organismos, tampouco existiriam as causas remotas que afetam as linhagens”. Tal raciocínio permite ao autor (2014a, p. 17) supor que “a biologia funcional inclui [...] a autoecologia e a ecologia de populações”, sendo esta última uma constatação que pode passar despercebida ou não estar explícita, fato que aludimos num objetivo específico desta tese: mostrar que, ao ingressar no campo da ecologia evolutiva já está sendo abordado o campo da biologia evolutiva, enquanto que ao tratar da ecologia de populações, o que se pretende é responder questões ligadas à autoecologia e a fisiologia dos organismos.

Nesse sentido, é fundamental esclarecer que a oposição organismo-população “somente pode servir como uma primeira aproximação à distinção próximo-remoto” (CAPONI, 2013, p. 202), pois para verificar o fenômeno evolutivo, é necessário deixar de “considerar uma população como um simples conjunto de organismos que explora e padece certo ambiente, o qual condiciona seu crescimento, sua distribuição e sua densidade”, e passar a pensar nela “como uma linhagem cuja composição vai se alterando, ou preservando, ao longo de uma sequência de gerações” (CAPONI, 2008, p. 128).

Assim, conforme Caponi (2008, p. 128), em vez de definir uma causa remota “como aquela cujo efeito somente se reflete no plano populacional, deveríamos defini-la”, de modo mais preciso, “como aquela cujo efeito somente se reflete com o devir de tais linhagens”, uma vez que as pressões seletivas não são fatores ambientais que existam independentemente das linhagens por elas afetadas. Sua existência e sua configuração sempre dependem das alternativas de evolução que a própria linhagem gera e aceita; e tal configuração, necessariamente, vai se alterando conforme a própria linhagem evolui (CAPONI, 2013, p. 197).

Esclarecer isso é muito importante para “desestimar algumas reticências geradas pela dicotomia próximo-remoto” (CAPONI, 2013, p. 197). Assim entendida, a distinção “pode e deve ser sustentada não obstante o reconhecimento de que nada poderia ocorrer no plano evolutivo sem que algo ocorra antes no plano dos viventes individuais” (CAPONI, 2008, p. 135). Porém, como lembra Caponi (2013, p. 201), é importante reconhecer que “as pressões seletivas” são “somente um tipo de causa remota”, dentre outras possíveis; não devemos confundir-las com as “exigências ou interações ecológicas que possam eventualmente suscitar” (CAPONI, 2013, p. 204), um erro que pode acontecer quando não distinguimos duas operações cognitivas diferentes:

(1) a análise das interações ecológicas que afetam os organismos individuais e aos grupos que eles conformam, e que portanto, se inscrevem no domínio de causas próximas; e (2) a identificação dos efeitos evolutivos que essas interações podem ter nas linhagens desses seres vivos, e que se inscrevem no domínio das causas remotas. (CAPONI, 2010c, p. 88-89; 2013, p. 204)

Tais processos ocorrem simultaneamente e em paralelo com todos os caracteres de uma linhagem. Novamente, é necessário retomar o exemplo da ave toutinegra: se as condições climáticas e a falta de alimentação afetassem as aves individualmente, “nunca se poderia falar de uma pressão seletiva que haja propiciado ou sustente esse comportamento migratório como resposta adaptativa a esse problema estabelecido pelo ambiente” (CAPONI, 2008, p.134). Contudo,

[...] o fato de existir um hiato e uma clara diferença entre a análise ecológica, em termos de causas próximas, sobre o rol biológico<sup>15</sup> de uma

---

<sup>15</sup> A noção de *rol* ou *papel biológico* tem a ver com a ação ou o uso de um traço orgânico no curso da história de seu portador, e seu conhecimento exige algo que

característica, e o traçado de sua história evolutiva em termos de causas remotas, não deve nos fazer perder de vista que este último não pode existir sem aquele (CAPONI, 2008, p. 134).

O controle de pragas, – especificamente o caso das mariposas do gênero *Heliothis* que abordamos na seção “Experimentos em Ecologia” – em conjunto com o controle de fatores abióticos, torna possível a manipulação e o controle não só do crescimento de certas populações, como também permite “controlar, manipular, reverter ou acentuar as pressões seletivas que podem incidir sobre tais populações. O primeiro é um controle puramente ecológico, mas o segundo já é um controle da evolução” (CAPONI, 2014b, p. 44).

Para Caponi (2013, p. 203) “entender a dicotomia próximo-remoto em termos de uma distinção entre fatores causais que atuam em e sobre os organismos e fatores causais que atuam em e sobre as linhagens” evidencia “a estreita relação que inevitavelmente deve existir entre ambas ordens causais”. Também para Ernst Mayr, “as duas biológicas, decorrentes dos dois tipos de causalidade, são marcadamente autossuficientes”, mas não devemos esquecer que “todos os processos biológicos têm ao mesmo tempo, uma causa próxima e uma causa remota” (MAYR, 1998, p. 88-93).

## 8.2 PRESSÕES SELETIVAS

A caracterização imprecisa que Ernst Mayr faz de causa remota, ao quase identificá-la como a de um fator ecológico, é alvo de críticas à polaridade próximo-remoto, como apontamos anteriormente. Tanto Mayr quanto “seus predecessores tenderam a sobrepor a análise ecológica relativa às vantagens adaptativas conferidas por um traço, com a reconstrução evolutiva da história de tal traço” (CAPONI, 2014a, p. 18). Além dessa precisão, partilhamos da suposição do autor no que diz respeito ao alcance do conceito de causa remota: ele “abrange todos os fatores de mudança evolutiva previstos pela versão neosintética da Teoria da Seleção Natural. Aludo à deriva genética, à mutação, à migração, à seleção sexual e à própria seleção natural” (CAPONI, 2014a, p. 18). Nessa afirmação, está implícito o reconhecimento de que as “pressões seletivas seriam [...] só um tipo de causa remota”, o que significa “ir mais

---

não pode ser feito no gabinete de um anatomista, pois implica a observação do organismo vivendo naturalmente em seu ambiente (BOCK, WAHLERT, 1998 apud CAPONI, 2006, p. 20).

além do dito à respeito por Mayr e seus predecessores”, pois, “quase todos eles identificaram o conceito de causa remota com o conceito de pressão seletiva” algo que não podemos esquecer quando analisamos “os textos nos quais a polaridade próximo-remoto foi apresentada” (CAPONI, 2014a, p. 18). Do contrário, ela nos fará “perder de vista a diferença entre indagações ecológicas e indagações evolutivas, [dificultando] a compreensão de como fatores distintos à luta pela existência [...], podem chegar a ter efeitos e impacto na evolução” (CAPONI, 2008, p. 123).

As diferentes linhagens de seres vivos estão submetidas a uma multiplicidade de pressões seletivas que “não obedecem a uma pauta única e uniforme” (CAPONI, 2014c, p. 105), de modo que não há “lei causal geral que estabeleça a conjugação de variáveis que deve estar presente na geração de toda e qualquer pressão seletiva”. O que há são “configurações ecológicas particulares” que em conjunto “com certas ofertas de variantes, geram pressões seletivas” (CAPONI, 2014c, p. 105). Ou seja,

cada pressão seletiva particular parece obedecer a uma conjugação específica de fatores entre os que temos de contar um repertório de estados alternativos de um caráter presentes em uma população, e uma configuração de fatores ecológicos tal que os organismos cujos atributos exibem um desses estados do caráter em questão, sejam premiados com maior êxito reprodutivo que os organismos que exibem os outros estados alternativos (CAPONI, 2014c, p. 106).

Como afirma Robert E. Ricklefs (2015, p. 117) em sua ilustre obra “A economia da natureza”, “o fato notável sobre o sucesso reprodutivo é que o resultado final é sempre aproximadamente o mesmo. Isto é, cada indivíduo, em média, produz um filhote que vive para se reproduzir”. Eis o Princípio de Seleção Natural, que nos diz que as diferenças de êxito reprodutivo são resultado de pressões seletivas (CAPONI, 2014c, p. 106). Por sua vez, tais pressões são configuradas pelos “invariantes seletivos” [...] “cuja elucidação dá conteúdo causal às aplicações da Teoria da Seleção Natural” (CAPONI, 2014c, p. 105).

Pressões seletivas e fatores ecológicos não são a mesma coisa”, assim como também são diferentes os invariantes seletivos em questão para cada caso (CAPONI, 2014c, p. 111). Para entender essa diferença, é preciso distinguir os invariantes evolutivos dos invariantes ecológicos, a fim de evitar que “o próprio conceito de invariante seletivo” fique “obscurecido” (CAPONI, 2014c, p. 111). Ademais, ao fazermos essa

análise, será possível esclarecer como a concepção experimental da causalidade se aplica à ecologia de populações.

### 8.2.1 Diferenciando invariantes seletivos de invariantes ecológicos

Como já afirmamos, não é nossa intenção discutir o “problema” da causalidade na biologia. Porém, para cumprir satisfatoriamente o objetivo geral desta tese, é preciso mencionar como uma teoria causal é composta, segundo o grande filósofo da biologia, Elliot Sober (1984, p. 50). Para ele, há as “leis de força-zero”, como por exemplo, a Primeira Lei de Newton; as “leis consequenciais”, correspondentes à segunda Lei de Newton ( $F = m \cdot a$ ); e, as “leis causais”, como a Lei da Gravitação e o Princípio de Arquimedes. Quanto à teoria da seleção natural, podemos dizer que ela possui esses três enunciados nômicos: a Lei de Hardy-Weinberg seria equivalente ao Princípio da Inércia, enquanto os cálculos da Genética de Populações exemplificariam as leis consequenciais, evidenciando, para Sober (1984, p. 50) que não há maiores diferenças entre a Física e a Biologia Evolutiva.

O mesmo não pode ser dito sobre as leis causais da Física em comparação com as leis causais da seleção natural: enquanto as primeiras “têm a beleza áustera de uma paisagem deserta, [...] a teoria da seleção natural exibe a folhagem exuberante de uma selva tropical” (SOBER, 1984, p. 50-51). Essa multiplicidade indefinida de leis e modelos causais a que se refere Sober nos levou a pensar “que esse saber nomológico-causal não só estava ausente, senão que tampouco era possível na Biologia Evolutiva” (CAPONI, 2014c, 104). Mais ainda, essa multiplicidade de leis de “baixa posição” que precisamos para explicar as mais variadas pressões seletivas a que estão submetidos os organismos, também é responsável pela imagem de ciência ideográfica da biologia evolutiva (CAPONI, 2014c, 104).

Para caracterizar e entender melhor essa situação mencionada por Sober, devemos pensar nos invariantes causais, que “Woodward destaca como o verdadeiro ponto arquimédico da causalidade”, em vez de “pensar em leis causais de alcance pontual e limitado” (CAPONI, 2014c, 104). Os invariantes causais a que Woodward se refere “não precisam dessa universalidade nem tampouco desse poder unificador ou sistematizador atribuído às leis”, pois

eles podem ser de aplicação mais ou menos local, mais ou menos limitada, de cumprimento efêmero ou permanente, e, não obstante isso, operar como

articulação e fundamento das explicações causais nas quais são utilizados (CAPONI, 2014c, p. 104).

Isso nos permite perceber que nem “toda teoria causal precisa, necessariamente, dos três tipos de leis apontados por Sober”, além de considerar que a teoria da seleção natural possui um conteúdo causal que “depende principalmente [...] da proliferação de invariantes locais, e muitas vezes, efêmeros, cujo cumprimento se estabelece em e para o caso individual” (CAPONI, 2014c, p. 104-105), que Caponi (2014c, p. 105) denomina “invariantes seletivos”, caracterizando-os como “os invariantes causais que configuram as pressões seletivas”.

Um exemplo notável é o caso já mencionado anteriormente, na seção “Experimentos em Ecologia”, do “melanismo industrial” na espécie *Biston betularia*. No início do século XIX, as espécies de coloração clara eram abundantes, mas durante o século seguinte, a forma mais escura passou a predominar nas florestas próximas a áreas muito industrializadas, pois a coloração escura (forma melânica) era mais eficiente como camuflagem defensiva. Ao pousar nos troncos com fuligem, as mariposas claras eram rapidamente encontradas pelos predadores, enquanto as mariposas escuras aumentavam suas chances de sobrevivência (CAPONI, 2014c; RICKLEFS, 2015). Para os mesmos autores, a seleção natural levou à substituição de linhagens claras por escuras, através de mudanças nas frequências dos genes em resposta a fatores seletivos no ambiente.

Ou seja, temos aqui “uma situação em que se insinua um invariante seletivo razoavelmente estável quando submetido a intervenções: em linhagens de *Biston betularia* submetidas” a mesma depredação presente “no caso do melanismo industrial, uma coloração de asas que seja mais eficiente como camuflagem defensiva” que as outras colorações presentes nessa mesma linhagem e que não acarrete desvantagens que anulem” esta serventia, “tenderá a tornar-se mais frequente que as colorações alternativas” (CAPONI, 2014c, p. 107).

Claramente, passamos de uma explicação ecológica para uma explicação evolutiva, pois na “população que estamos estudando existe certa variabilidade genotípica que se traduz fenotipicamente” em diferentes colorações (CAPONI, 2014c, p. 114). De acordo com Robert Ricklefs (2015, p. 108),

um dos aspectos mais gratificantes da história da mariposa-de-pimenta [*Biston betularia*], é que, com o advento dos programas de controle de poluição e o retorno das florestas a um estado mais natural, as frequências de mariposas melânicas

diminuíram, tal como a teoria evolutiva previu que fariam.

A citação de Ricklefs nos lembra de que “a concepção experimental da causação também rege em áreas onde só se usam métodos observacionais de tipo comparativo; áreas onde é a natureza que manipula as variáveis” (CAPONI, 2014c, p. 110). Contudo, existem outros experimentos possíveis “para avaliar a estabilidade desse invariante seletivo”, como a manipulação de “algumas variáveis biológicas”, introduzindo predadores, por exemplo. Outra possibilidade é o controle biológico de pragas, que permite não só “manipular e controlar [...] o crescimento de certas populações”, como “também, controlar, manipular, reverter ou acentuar as pressões seletivas que podem incidir sobre tais populações. O primeiro é um controle puramente ecológico”, enquanto “o segundo já é um controle da evolução”, como já tínhamos mencionado (CAPONI, 2014c, p. 111).

Nesse ponto, Caponi (2014c, p. 111) argumenta que é relevante distinguir os invariantes evolutivos dos invariantes ecológicos, para “poder ver como a concepção experimental da causação pode ser aplicada ao campo da Ecologia de Populações, a fim de evitar que o “próprio conceito de invariante seletivo” fique “obscurecido”. Como já dissemos, “pressões seletivas e fatores ecológicos não são a mesma coisa”, o mesmo sendo válido para os invariantes envolvidos em cada caso (CAPONI, 2014c, p. 111). Utilizando os três conceitos para medir fatores ambientais nas populações propostos por Brandon: ambiente externo, ambiente interno e ambiente ecológico, Caponi (2014c, p. 112) prossegue dizendo que “se estamos interessados na população de alguma espécie de erva que cresce em uma pradaria”, uma forma de começar a estudar esse “ambiente [seria] medindo a concentração de algum elemento químico” como o “arsênico, em várias partes dos terreno”. Assim, comenta o mesmo autor, obteríamos dados sobre o ambiente externo dessa erva, porém, “não necessariamente obteríamos informação sobre seu ambiente ecológico”. A partir daí, poderíamos fazer algumas suposições: “que a maior ou menor concentração de arsênico não tenha efeitos sobre a distribuição, a densidade e o crescimento dessa planta”, conseqüentemente, não estando correlacionados causalmente, o que nos permitiria afirmar, que embora o arsênico faça parte do ambiente externo da planta, seguramente não faz parte do seu ambiente ecológico (CAPONI, 2014c, p. 112).

Contudo, se esse não fosse o caso, e a presença de arsênico em grande quantidade fizesse o crescimento e a densidade da população da erva diminuir, então estaríamos certos “de ter encontrado uma variável significativa do ambiente ecológico de nossa planta” (CAPONI, 2014c,



p. 112). É necessário chamarmos atenção, de acordo com Caponi (2014c, p. 114), para o fato de que,

ao identificar um invariante ecológico que conecta causalmente um fator biótico ou abiótico com a distribuição e densidade populacional de qualquer ser vivo, não estamos identificando *ipso facto* pressões seletivas que pautem a evolução da linhagem de dito vivente.

Em outras palavras, “mesmo que possamos controlar a densidade, o crescimento, e a distribuição dessa planta, [...] manipulando a densidade e a distribuição do arsênico nas diferentes áreas da pradaria” em que essa erva cresce, “não significa que esta seja, ou contribua para configurar, uma pressão seletiva possível de ser considerada na hora de explicar a evolução da linhagem de nossa erva” (CAPONI, 2014c, p. 114). Conforme o mesmo autor, “para que possamos passar da explicação ecológica à explicação evolutiva”, é preciso mostrar que há uma variabilidade genotípica que expressa fenótipos com diferentes graus de tolerância ao arsênico, o que propiciaria maior êxito reprodutivo às plantas mais resistentes a presença desse elemento químico. “E essa circunstância nos levaria a considerar o arsênico como uma variável evolutiva que estaria controlando a composição genética da população” (CAPONI, 2014c, p. 114). Do contrário, quer dizer, “se todas as variantes de erva fossem igualmente sensíveis ao arsênico, embora não a outras variáveis ecológicas, não poderíamos dizer que a presença desse veneno constitua uma pressão seletiva” (CAPONI, 2014c, p. 114).

Então, de maneira geral, para a existência de um pressão seletiva, “sempre são necessários dois elementos”: um fator ambiental, “que pode ser uma ameaça ou uma oportunidade para os seres vivos envolvidos”; e, “a existência de variantes hereditários que propiciem respostas melhores ou piores a essa ameaça, ou um aproveitamento maior ou menor dessa oportunidade”, o que nos leva a afirmar novamente, que “as variáveis ecológicas, sozinhas, não configuram pressões seletivas” (CAPONI, 2014c, p. 114). Embora sejam “variáveis importantes do ambiente ecológico de uma população”, prossegue Caponi (2014c, p. 115), “um veneno que mate indiscriminadamente, ou um recurso que todos possam utilizar igualmente, [...] não definem o ambiente seletivo que orienta a evolução da linhagem a que essa população pertence”.

Somente quando fatores ecológicos “possam produzir diferenças de êxito reprodutivo entre as variantes presentes em determinada população”, poderemos afirmar que tais fatores ecológicos, antes causas próximas, sucederão “genuínas causas remotas” (CAPONI, 2014c, p.

115). É evidente que “as pressões seletivas não se definem por variáveis puramente ambientais, mas sim, que dependem das possibilidades que oferece a própria linhagem em evolução”. Ou seja, para Caponi (2014c, p. 115), “a correlação direta entre um fator ecológico e uma mudança evolutiva, sem a referência a variantes selecionáveis, não seria estável sob manipulações”. O que os invariantes seletivos permitem explicar não são “meros fenômenos de crescimento, densidade, ou distribuição populacional, mas mudanças nos estados de caracteres próprios de uma linhagem”, além de nos fornecer pautas sobre “como incrementar, diminuir, reverter ou anular as pressões seletivas que eles mesmos articulam” (CAPONI, 2014c, p. 116). Vejamos o seguinte exemplo:

o invariante seletivo sobre o qual se configura uma pressão seletiva vinculada à escassez de recursos alimentícios, que faz que em uma população experimental de moscas diminua o metabolismo médio de seus indivíduos, também nos ensina a recuperar esse nível médio de metabolismo, aumentando, ao longo de várias gerações, a disponibilidade de alimentos (CAPONI, 2014c, p. 116).

Tais manipulações, conforme Caponi (2014c, p. 116) nos indicam que estamos identificando corretamente “qual é a pressão seletiva aí atuante, justamente porque elas nos mostram a estabilidade sob intervenções do invariante seletivo aí envolvido”, de modo que podemos afirmar: “*dentro de certa margem, nestas moscas a falta de alimentos redundava em um incremento da aptidão ecológica das variantes de taxa metabólica inferior à média*” (CAPONI, 2014c, p. 117, grifo do autor). Como lembra Caponi, esse não é o princípio de Arquimedes, tampouco a lei de Fischer, mas é um invariante causal local, articulador “de explicações causais legítimas” que pode nos possibilitar muitas informações sobre “a correlação constante que se verifica entre disponibilidade de alimentos e intensidade da seleção em favor de taxas de metabolismo maiores ou menores” (CAPONI, 2014c, p. 117). Contudo, como já enfatizamos em “Experimentos em Ecologia”, quando não for possível realizar manipulações como as recém mencionadas, as “comparações com situações análogas observadas na natureza, junto com os próprios experimentos, de campo e de laboratório, sempre servirão para elucidar os invariantes seletivos” presentes nos processos evolutivos (CAPONI, 2014c, p. 117).

Fica claro, então, que a teoria da seleção natural

pode cumprir sua incumbência explicativa elucidando invariantes seletivos, e não meramente

ecológicos, que dão forma e sustentação às imputações causais que se formulam quando se apresenta um determinado estado de caráter como sendo uma resposta a uma pressão seletiva (CAPONI, 2014c, p. 119).

Não podemos esquecer, de acordo com Caponi (2014c, p. 119) que “outros fatores causais, que a teoria reconhece como co-responsáveis dos processos evolutivos”, como por exemplo, “a deriva genética, os processos migratórios e a mutação [,] obedecerão a invariantes de outro tipo”, que não os seletivos. Feita esta ressalva, é importante também que se diga que os invariantes seletivos não formam um “catálogo definido e delimitável de pautas que regiriam a conformação de toda e qualquer pressão seletiva” (CAPONI, 2014c, p. 119). Pelo contrário, “o repertório dos invariantes seletivos é tão aberto, e de limites tão indefinidos, como são abertos e indefinidos os múltiplos, e sempre divergentes, rumos da evolução” (CAPONI, 2014c, p. 119). Em outras palavras, para o mesmo autor, “os invariantes seletivos não são uma gramática pré-definida da evolução que pautem de antemão suas possíveis trajetórias”; eles são o resultado “da própria rota da evolução. Grande parte da investigação em biologia evolutiva” tem por objetivo “individualizar ditos invariantes seletivos, delimitando também seus domínios e condições de aplicação”.

Então, a argumentação desenvolvida até aqui nos permite visualizar e entender “o funcionamento de teorias compostas de uma forma distinta daquela que, segundo Sober, caracteriza as teorias físicas” (CAPONI, 2014c, p. 120). Tal é o caso das teorias que fazem parte da ecologia de populações e da biologia evolutiva, compostas dos seguintes enunciados:

“[1] *Leis de estado zero* (como o Princípio de Hardy-Weinberg); [2] *Leis consequenciais* (como o Princípio de Seleção Natural)” e, “[3] Múltiplos e heteróclitos invariantes causais, sempre locais e caducáveis, que explicam como se geram essas forças (como os invariantes seletivos)” (CAPONI, 2014c, p. 120, grifos do autor).

Em suma, podemos afirmar novamente que “as causas próximas [...] modificam estados de organismos”, enquanto “as causas remotas, [...] modificam estados nos caracteres de linhagens. E é em ditos estados que os efeitos das causas remotas se verificam” (CAPONI, 2014a, p. 17). Isso nos permite supor, em conformidade com Caponi (2014a, p. 17) “que a Biologia Funcional inclui, não só a Fisiologia e a Biologia do Desenvolvimento”, mas “que ela também incorpora a Autoecologia e a Ecologia de Populações *tout court*. Fato este último que não sempre fica claro”, como explicitamos na subseção “Pensar nas populações como

linhagens”, e agora, esperamos, possa estar suficientemente esclarecido. Porém, antes de dar o assunto por encerrado, é necessário respondermos às críticas que a dicotomia próximo-remoto sofreu nos últimos anos, e verificar em que medida elas invalidam ou não a distinção.

### 8.3 RESPONDENDO ÀS CRÍTICAS...

Ao averiguar as críticas que a dicotomia próximo-remoto sofreu ao longo dos anos, por autores mais radicais como Laland (2011, 2013), percebemos que “a compreensão dos efeitos evolutivos da plasticidade fenotípica e a construção de nichos” não requer uma nova maneira “de entender a articulação entre fatores próximos e remotos” (CAPONI, 2013, p. 200). A apresentação desses novos problemas, incluindo a biologia evolutiva do desenvolvimento, não exigem uma relativização ou atenuação da distinção: é necessário melhor entendê-la, como sugerimos até aqui. (CAPONI, 2013, p. 200).

Para Gustavo Caponi (2013, p. 201, grifo do autor) é possível incluir na biologia funcional, “não só a fisiologia e a biologia do desenvolvimento”, mas também, “a autoecologia. E estou supondo”, continua ele, “que o conceito de *causa remota* pode abranger todos os fatores de mudança evolutiva previstos pela versão neosintética da teoria da seleção natural”, como já mencionamos em “pressões seletivas”. Estas seriam um tipo de causa remota, uma interpretação que vai além do que o próprio Mayr delineou quando abordou a questão e do que Laland et al. (2011) “tinham em mente quando escreveram seu artigo”, visto que tenderam “a identificar o conceito de *causa remota* com o de *pressão seletiva*” (CAPONI, 2013, p. 201, grifos do autor). Mas, de acordo com Caponi (2013, p. 201) isso é “menos importante” do que a apresentação incorreta que esses mesmos autores fazem das causas remotas, ao dizer que “elas explicam ‘por que um organismo tem um traço e não outro’”. Para Caponi (2013, p. 201-202) este seria um assunto “de capítulos da Biologia Funcional como a Genética e a Biologia do Desenvolvimento”, pois, “o que as causas remotas explicam, [...] é por que em uma população particular prevalecem organismos que exibem um estado, entre dois ou mais estados possíveis, de um certo caráter”. Como mencionamos algumas linhas acima, compreender as populações como linhagens evita que também incorramos nesse erro. “De fato, lembra Caponi (2013, p. 202)

quando, na Teoria da Seleção Natural se alude à populações, estas são entendidas, não simplesmente como entidades ecológicas (quer

dizer: como subsistemas dentro de um ecossistema); senão como entidades genealógicas (como sublinhagens de uma linhagem e/ou como linhagens que incorporam outras sublinhagens).

Isso remete ao que afirmamos anteriormente, a definição de que o efeito de uma causa remota não se reflete apenas no plano populacional, mas sim, com “o devir de uma linhagem” (CAPONI, 2013, p. 202). Para Caponi (2013, p. 202) ao proceder dessa maneira, introduzindo “essa precisão no conceito de *causa remota*, longe de nos obrigar a limitar sua aplicação”, é possível “ampliá-la para contemplar fatores evolutivos não previstos, ou não demasiado levados em consideração, pela versão neosintética da Teoria da Evolução”, como por exemplo, as restrições ontogenéticas da Biologia do Desenvolvimento, que “podem atuar simultaneamente sobre distintas linhagens”, mesmo quando “estas se encontram reprodutivamente isoladas e, por isso, impossibilitadas de ser afetadas por uma mesma pressão seletiva, ou por um mesmo processo de deriva genética ou de isolamento geográfico (CAPONI, 2013, p. 202-203).

Além disso, entender a dicotomia dessa maneira evidencia a estreita relação que existe entre essas duas ordens causais, quer dizer, “a ordem das causas remotas não é uma ordem causal paralela ou anterior a ordem das causas próximas: aquela só existe em e por esta” (CAPONI, 2013, p. 203). Ou, dito de outro modo, “se as ontogenias individuais não estivessem submetidas a exigências organizacionais não haveria restrições ontogenéticas pautando a evolução das linhagens”; por outro lado, “se os viventes individuais não estivessem submetidos a exigências ecológicas, tampouco haveria pressões seletivas” (CAPONI, 2013, p. 203). Como argumenta Caponi (2013, p. 203) isso não implica que “as causas remotas possam ser reduzidas a causas próximas”, visto que, “quando falamos de pressões seletivas, como quando falamos de processos de deriva genética ou de isolamento geográfico, falamos de fenômenos que não podem ocorrer” a um único indivíduo. Estamos nos referindo, prossegue Caponi (2013, p. 203-204) a “processos que só podem verificar-se quando consideramos as populações como linhagens, algo fundamental para discutir algumas das questões apresentadas por Laland et al”. (2011, 2013).

Os autores acima mencionados têm uma compreensão inadequada do conceito de pressão seletiva, razão pela qual “confundem a análise funcional autoecológica, que pode ser feita em campo até por naturalista adepto a teoria do *design inteligente*, com a explicação seletional darwiniana que”, considerando “essas análises ecológicas, aponta para

explicar a história de uma linhagem e os estados dos caracteres” (CAPONI, 2013, p. 204). Tal compreensão imperfeita se torna manifesta quando Laland et al. (2011, 2013) invocam a ideia de causação recíproca “que, supostamente”, deveríamos “levar em conta quando se fala de alguns fenômenos evolutivos que”, não se encaixariam adequadamente “na ideia que Mayr tinha de causação remota” (CAPONI, 2013, p. 205), como aludimos em “Críticas à dicotomia próximo-remoto”.

Laland et al. (2011), dizem que Mayr nos conduz a entender “as causas remotas como fatores ambientais que seriam independentes da linhagem cuja evolução eles poderiam explicar e que”, não estariam sujeitos a transformações resultantes dessa evolução (CAPONI, 2013, p. 205). Porém, Caponi (2013, p. 205) enfatiza “que nunca, em nenhum caso, uma pressão seletiva pode ser pensada como um fator ambiental totalmente exterior e alheio à linhagem em que ela atua”. Para o mesmo autor (2013, p. 205-206) podemos compreender a causação recíproca como “a mútua determinação entre aquilo que se entende como fator remoto quando se fala de pressão seletiva e os caracteres da própria linhagem de seres vivos que está submetida a ela”. Entretanto, Laland et al. (2011) utilizam como exemplo plantas resistentes à falta de umidade, submetidas a sucessivas temporadas de seca, e os autores parecem entender que

a pressão seletiva seria um fator externo, puramente ambiental, que existe com independência de que essas plantas existam ou não, e cuja persistência, acentuação, o atenuação, não dependeria do fato de que as ervas em questão se tornem mais ou menos resistentes à seca (CAPONI, 2013, p. 206).

Para os autores Laland et al. (2011) isso não ocorre quando o caráter em questão evolui por seleção intessexual: nesse caso, afirmam eles, o próprio fator seletivo é um caráter em evolução, ou seja, as características dos machos evoluem conforme a preferência das fêmeas que por sua vez, coevoluem com as características dos machos. De fato, afirma Caponi (2013, p. 206) “essa reciprocidade ou codeterminação está inevitavelmente presente em toda e em qualquer pressão seletiva que possamos imaginar”, pois ela nunca muda em decorrência somente de fatores puramente ambientais”. Quer dizer, “a própria ideia de *pressão seletiva* supõe a existência de uma população na qual se dão diferentes estados de um caráter” de maneira que eles possibilitam, “ou um aproveitamento desigual de uma oportunidade oferecida pelo ambiente, ou uma resposta também desigual a uma ameaça apresentada por esse

mesmo ambiente no qual a população cresce” (CAPONI, 2013, p. 206). No exemplo mencionado há pouco, para que numa população de ervas “surja uma pressão seletiva favorável a uma maior resistência à falta de umidade”, obviamente, não basta que haja secas, é imprescindível que surjam nessa linhagem “formas variantes que, por suas características herdáveis, sejam mais resistentes à falta de umidade que outras, motivo pelo qual terão maior êxito reprodutivo (CAPONI, 2013, p. 206). Assim, “só tem sentido falar de pressões seletivas quando em uma população existem variantes a serem selecionadas” (CAPONI, 2013, p. 207), o que nos faz pensar, por outro lado, que a pressão em favor de variantes mais resistentes pode “homogeneizar a linhagem ao ponto de que todos os indivíduos sejam igualmente resistentes à seca e igualmente incapazes de transmitir hereditariamente características que diminuam essa capacidade”, tendo como consequência que a “pressão seletiva em questão, deixará de existir como resultado de seu próprio acionar” (CAPONI, 2013, p. 207).

Evidentemente, “todo processo seletivo, na medida em que ele altera a população na qual ocorre, altera também as regras da própria seleção” (CAPONI, 2013, p. 208). Em outras palavras, além do que já foi dito, “o surgimento de pressões seletivas tem a ver também com o modo no qual essa linhagem se relaciona, em cada momento de sua história evolutiva, com o ambiente no qual suas populações crescem” (CAPONI, 2013, p. 208). Caponi (2013, p. 208) ilustra essa afirmação com um exemplo: à primeira vista, no caso de um ruminante herbívoro que habita uma savana cheia de carnívoros que querem se alimentar dele, poderíamos pensar que seria muito benéfico se ele pudesse correr com maior velocidade, pois isso lhe permitiria fugir do alcance dos predadores. Porém, prossegue o mesmo autor (2013, p. 208), “se a estratégia defensiva desse ruminante não é a fuga, e sim fazer frente grupalmente a esses predadores, [...] a capacidade de correr com maior velocidade que alguns indivíduos poderiam eventualmente apresentar”, mesmo sendo “comum e hereditariamente transmissível, nunca daria lugar a uma pressão seletiva tendente a acentuá-la e a incrementar sua frequência”. Ou seja, “o modo de vida, o modo de comportar-se desses ruminantes, produto de pressões seletivas pretéritas, haveria determinado assim a natureza das possíveis pressões seletivas subsequentes as quais a linhagem poderia ficar submetida” (CAPONI, 2013, p. 208).

Outra crítica de Laland et al. (2011, 2013) que precisamos esclarecer é quanto à construção de nichos e a plasticidade fenotípica. Nessas questões, eles se referem aos efeitos produzidos no ambiente pela demanda dos indivíduos, “ou de suas populações (em sentido ecológico)”

(CAPONI, 2013, p. 209). Para Laland et al. (2011, 2013) tais efeitos modificam o ambiente, podendo ocasionar mudanças importantes nas variáveis ambientais envolvidas na configuração de uma pressão seletiva. Recordando o exemplo das plantas resistentes à seca: ervas que desenvolveram uma adaptação que consiste em armazenar quantidades maiores da umidade disponível no solo, secar-lo-ão mais rapidamente, “e essa mudança no ambiente propiciará o surgimento de pressões seletivas favoráveis ao [aparecimento] de outros recursos para resistir à falta de umidade. Sob essas condições”, continua Caponi (2013, p. 210) “uma variação tendente a limitar a evaporação da água armazenada nos tecidos dessas plantas, poderia ser premiada pela seleção natural”.

É claro que os organismos modificam o ambiente em que desenvolvem suas existências, “e essas mudanças podem redundar no surgimento de novas pressões seletivas ou na acentuação de pressões seletivas pré-existentes”, mas, tal afirmação não traz nada de novo à distinção próximo-remoto (CAPONI, 2013, p. 210). “Pelo contrário”, afirma Caponi (2013, p. 210), precisamos dela para esclarecer o que ocorre na situação exemplificada acima: “a modificação do ambiente ecológico que as plantas produzem ao armazenar mais umidade em seus tecidos, é um fenômeno que se inscreve no domínio das causas próximas”, de tal modo que ele “poderá ou não ter efeitos evolutivos, poderá ou não resultar em pressões seletivas”, estas sim, pertencentes “ao domínio das causas remotas” (CAPONI, 2013, p. 210). Como já dissemos, para que isso aconteça, é preciso que surjam nessa população “variantes herdáveis “que permitam uma resposta mais eficiente a essa nova configuração do ambiente que as próprias ervas geraram” (CAPONI, 2013, p. 210). Para o mesmo autor, “não ver isso” nos conduziria “ao erro de pensar que qualquer fator ambiental configura, por si só, uma pressão seletiva. Seria esquecer a ‘causação recíproca’ que é inerente a essas pressões”.

Tudo isso não significa negar a plasticidade fenotípica, ou seja, que os fenótipos dos seres vivos sofrem influências do ambiente onde eles vivem, o que certamente, como também afirma Laland et al. (2011), pode gerar consequências ecológicas importantes, que acarretarão mudanças evolutivas. Vamos considerar outro exemplo: numa população de coelhos, cujas temporadas de crias, ao longo de várias gerações, coincida com a” abundância de um recurso alimentar essencial para os primeiros meses de vida dos filhotes, passado o período de lactação, o tamanho médio dos coelhos “pode incrementar-se significativamente” (CAPONI, 2013, p. 210-211). Esse incremento pode gerar necessidades nutricionais cada vez maiores durante todo o ciclo de vida dessa espécie, o que consequentemente, pode acarretar uma exploração cada vez maior dos



recursos forrageiros disponíveis para toda a população, aumentando assim, a competição por esses recursos (CAPONI, 2013, p. 211). “Aí”, diz Caponi (2013, p. 211), “se poderia pensar, um processo ontogenético, que não foi causado por um fator genético, e sim por um fator ambiental que pode muito bem não voltar a” acontecer, “estaria redundando na aparição ou na intensificação de uma pressão seletiva”. Importa dizer, conforme o mesmo autor, que “a relação entre ambas coisas, contudo, não é imediata”.

Para que dessa competição por recursos alimentares, ocasionada pelo aumento do tamanho médio dos coelhos, surja uma pressão seletiva, é fundamental que nessa população “existam variantes hereditárias que, de algum modo, permitam uma resposta mais eficiente a essa persistente escassez de recursos alimentares” gerada pela sua exploração excessiva (CAPONI, 2013, p. 211). Se não for assim, continua Caponi (2013, p. 211) “toda essa série de fatores ecológicos, inscritos no plano das causas próximas, que levaram primeiro ao desenvolvimento de coelhos maiores e mais” comilões, que por esses motivos exploraram as fontes de forragem excessivamente, “nunca repercutirá no plano evolutivo”.

Contudo, é improvável que as coisas aconteçam dessa maneira, pois, como lembra Caponi (2013, p. 211), “sempre alguma variação heredável poderá fazer surgir indivíduos melhor preparados que os outros para aproveitar essa fonte minguante de alimento ou para resistir melhor à escassez de nutrientes”. Por outro lado, “a própria mudança ecológica possibilitada pela plasticidade fenotípica dos coelhos, é insuficiente para configurar uma pressão seletiva. Não ver isso”, alerta Caponi (2013, p. 211), “implicaria confundir o fator ambiental com a pressão seletiva”. Isso nos permite afirmar, de acordo com Caponi (2013, p. 212) que Laland et al. “erram duas vezes”: a primeira quando interpretam “erroneamente o conceito de pressão seletiva”; e a segunda, “quando confundem a plasticidade dos organismos e seus efeitos sobre o ambiente, com causas remotas”.

Respondidas, até certo ponto<sup>16</sup>, as objeções de Laland et. (2013), vamos retornar ao exemplo da migração da toutinegra. Aí, não é difícil

---

<sup>16</sup> Embora tenhamos apontado as objeções feitas por alguns pesquisadores dos campos da evolução cultural e da cooperação humana, conforme o artigo de Laland et. al (2013), na seção “Críticas à dicotomia próximo-remoto”, não discutimos os pormenores dessas questões aqui, pelo simples motivo de que não nos sentimos aptos a fazê-lo neste momento. Contudo, tal escolha não compromete, de maneira nenhuma, nossa argumentação em favor da manutenção da distinção próximo-remoto.

passar do fator ecológico para o fator evolutivo, de um modo imediato e até óbvio, “[...] é quase inevitável não fazer essa identificação”; entretanto, para “uma elucidação epistemológica do conceito de causa remota, devemos tentar evitá-la” (CAPONI, 2008, p. 130). Nesse sentido, o mesmo autor diz que é útil comparar as quatro questões propostas por Ernst Mayr com as quatro questões formuladas por Niko Tinbergen ([1963], 2009) ao abordar o comportamento animal: 1) Função: para que é este comportamento? 2) Mecanismo: como é alcançado tal comportamento? 3) Desenvolvimento: como é que o comportamento se desenvolve? 4) Evolução: de onde vem o comportamento? (BARNARD, 2004).

Barnard (2004, p. 1) afirma que “entre os vários ramos da ciência, o estudo do comportamento animal [abrange] uma combinação única de sofisticação teórica e envolvimento acessível”, proporcionando o debate filosófico e a relevância prática com uma habilidade intrínseca de engajar e divertir”. Quando pensamos sobre o assunto, surgem as perguntas:

mas o que exatamente é o comportamento? Como podemos defini-lo dentro do constante fluxo de ações realizadas pelo animal? Como devemos fazer perguntas sobre questões razoáveis sobre por que os animais fazem coisas particulares? (BARNARD, 2004, p. 1).

Para Tinbergen, como já apontamos no primeiro parágrafo, existem quatro maneiras de responder a pergunta “por quê” na biologia, uma abordagem que “incentivou as pessoas a estudarem comportamentos em diferentes níveis”, um processo que permite compreender completamente a natureza do comportamento (BARNARD, 2004, p. 26). Tanto é, que a ecologia comportamental dos últimos trinta anos, deriva diretamente da “abordagem pioneira de Tinbergen. Concentrando-se em questões de função e evolução, a ecologia comportamental surgiu na década de 1960 como uma fusão de etologia, ecologia e biologia evolutiva” (BARNARD, 2004, p. 26-27).

Vamos averiguar um exemplo presente em Barnard (2004) que contribui para entender a dicotomia próximo-remoto. Um musaranho comum (*Sorex araneus*) é seletivo quanto às suas presas: quando há uma ampla gama de presas, eles podem escolher, preferem aquelas que lhe fornecerão mais energia. “Por que é que eles fazem isto? As respostas nos quatro níveis diferentes de Tinbergen podem ser as seguintes” (BARNARD, 2004, p. 10, enumeração nossa):

[1] “Função (para que é o comportamento?) - as respostas a este nível estão preocupadas com o que o sistema está projetado para fazer, ou

seja, seu papel na vida do organismo”. Ao se alimentar seletivamente, o musaranho pode ingerir a presa mais nutritiva, “maximizando, assim, a eficiência de forrageamento”;

[2] “Mecanismo (como o comportamento é alcançado?) - as respostas aqui estão preocupadas com o funcionamento do sistema em termos de mecanismos e organização subjacentes”. Isso nos possibilita dizer, por exemplo, “que os sentidos táteis e visuais do musaranho podem ser mais sensíveis às presas grandes e ativas (que também se tornam as mais nutritivas), favorecendo a ingestão do animal para esses itens”;

[3] “Desenvolvimento (como o comportamento se desenvolve?) - esses tipos de resposta estão preocupados com a forma como o sistema reflete suas influências de desenvolvimento embriológicas, culturais”, entre outras. Ou seja, “a experiência de forrageamento precoce” do musaranho “pode [...] ensinar-lhe quais tipos de presas são fáceis de localizar e subjugar e, portanto, os mais eficientes em termos de retorno de energia”;

[4] “Evolução (de onde vem o comportamento?) - aqui estamos preocupados com as pressões da seleção ancestral e as vias filogenéticas que moldaram e restringiram o sistema”. Desse modo, “os musaranhos podem ser forrageiros seletivos, pois os ancestrais menos discriminatórios foram forçados de forma ineficiente e, portanto, eram menos propensos a sobreviver e reproduzir”. Em outras palavras, “o forrageamento seletivo é, portanto, o resultado de gerações de seleção natural para aumentar a eficiência da forragem”.

Antes de prosseguir com a discussão desse exemplo, precisamos fazer uma observação, de acordo com Laland et al. (2013, p. 728): “Tinbergen apresentou suas quatro perguntas como independentes e desagrupadas, e não se referiu à dicotomia próximo-remoto de Mayr, esse vínculo foi pensado posteriormente, pelos behavioristas animais. Fato é, que muitos autores consideram a estrutura conceitual de Tinbergen como uma extensão do relato de Mayr e, para Laland et al. (2013, p. 728) “há um sentido em que a estrutura de Tinbergen pode ser considerada superior à de Mayr, pois delinea claramente a função e a história evolutiva”, além de evitar

o termo “*ultimate*” que pode induzir em erro, já que para alguns leitores implica ‘causa primeira’, ‘causa mais importante’ ou ‘iniciador de uma cadeia causal’, o que levou alguns comentaristas a preferirem o termo ‘distal’ a ‘ultimate’.

Dito isso, e como já comentamos sobre as implicações do uso do termo ‘ultimate’, vamos retornar ao exemplo de Barnard (2004). É

necessário enfatizar que as quatro questões são respostas complementares à questão inicial, e “não rivais. Não faz sentido afirmar que os musaranhos [forragearam] seletivamente porque as presas ativas e nutritivas são aquelas que tendem a detectar”, e negar que eles “estão tentando forragear eficientemente. Por quê? Porque o forrageamento eficiente não é uma propriedade abstrata que existe independentemente dos sistemas físicos do musaranho”, prossegue Barnard (2004, p. 10), “é o resultado da seleção que molda esses sistemas, de modo que eles são suscetíveis de atingir presas nutritivas em vez de menos nutritivas. Um efeito, portanto, leva ao outro”; isso demonstra que “as respostas em termos de mecanismo e função não são alternativas umas às outras”, um aspecto em que Mayr sempre insistiu. “No entanto, é surpreendente a frequência com que esse tipo de confusão surge. As explicações funcionais às vezes são referidas como explicações remotas” devido ao fato de se preocuparem “com as consequências adaptativas de um comportamento e, assim, o motivo pelo qual ele evoluiu. Do mesmo jeito, as explicações em termos de mecanismo são referidas como explicações próximas porque”, para Barnard (2004, p. 10) “se preocupam com os sistemas físicos que influenciam a performance do comportamento”. Como essa confusão é frequente, citaremos mais um exemplo: “a distinção entre explicações próximas e remotas para o comportamento territorial socialmente mediado”, de uma espécie de peixe, *H. burtoni*, “é clara”. Vejamos.

Do ponto de vista funcional, afirma Barnard (2004, p. 11) “os machos grandes podem tirar proveito de sua vantagem competitiva defendendo um território e anunciando seu status tanto para os concorrentes quanto para as fêmeas por serem de cores vivas, algo que, por sua vez, “os machos mais pequenos não conseguem fazer [...], então adotam uma coloração não agressiva e maçante”, possivelmente para serem “confundidos com uma fêmea e obterem acesso a alimentos, ou mesmo companheiros, em outros territórios dos machos”. Quando “um macho territorial é expulso, significa que [outro] mais poderoso está por perto, por isso vale a pena que o macho expulso” seja fatigante e “não agressivo”, comportamento que evitaria “provocações e possíveis lesões” (BARNARD, 2004, p. 11-12).

Esse exemplo, do peixe *H. burtoni*, utilizado para reforçar que as explicações por causas próximas e por causas remotas “são alternativas complementares e não mutuamente exclusivas”, também “destaca o fato de que a seleção natural simultaneamente molda os mecanismos subjacentes ao comportamento, bem como as consequências funcionais do comportamento”. Embora pertençam a “diferentes categorias dos quatro porquês de Tinbergen, [...] ambos são produtos adaptativos do

mesmo processo evolutivo” (BARNARD, 2004, p. 13). Talvez, no exemplo dos musaranhos, seja mais difícil “estabelecer que [eles] escolheram presas para maximizar sua eficiência de forrageamento, ou que seus órgãos sensoriais responderam mais fortemente a grandes estímulos ativos?”; porém, embora não especifique quais, Barnard (2004, p. 13) lembra que “existem várias maneiras de fazê-lo e estes se aplicam geralmente a qualquer aspecto da biologia”, utilizando métodos como “experimentação, observação, comparação e modelagem” (BARNARD, 2004, p. 31).

Agora, vamos retornar ao exemplo da toutinegra, mencionado por Mayr. Ele diria que a pergunta número 4 se refere às causas remotas do comportamento, enquanto que a segunda e a terceira referem-se às causas próximas, já que abrangem as causas fisiológicas intrínsecas e extrínsecas do comportamento de *Sylvia atricapilla*; porém, ao seguir o seu raciocínio, percebemos que o problema está na primeira das quatro perguntas, pois “teríamos que dizer que se trata de uma pergunta por causas remotas; e, portanto, de uma pergunta pela evolução desse comportamento” (CAPONI, 2008, p. 131).

Apesar da classificação de Niko Tinbergen “ser redundante e desordenada” há que se considerar o que ele estava querendo dizer quando aludia, na primeira questão, “à influencia que um comportamento pode ter na sobrevivência, ou no êxito, de um animal” (CAPONI, 2008, p. 131). Ele supôs “uma distinção clara entre a análise de como um comportamento pode contribuir para o êxito de um animal individual, e, o estudo das pressões seletivas presentes e passadas envolvidas na história evolutiva de sua espécie” (TINBERGEN, 1979, p. 100-101 apud CAPONI, 2008, p. 131). Há diferença entre analisar uma vantagem ecológica que determinada característica anatômica ou comportamento pode ter para um animal, como no caso da *Sylvia atricapilla*, e “fazer inferências sobre essas particularidades”: no primeiro caso, é suficiente analisar o ambiente onde o animal desenvolve sua existência, enquanto que no segundo se busca determinar a história das pressões seletivas que levaram à conformação de determinado traço (CAPONI, 2008, p. 131).

Contudo, de acordo com Caponi (2014a, p. 18), Mayr nunca negou a importância de outros fatores evolutivos, mas, “na hora de explicar o que era uma causa remota, terminou excluindo-os da intenção, por ele reconhecida, desse conceito,” estabelecendo, “inclusive uma equivalência entre os termos ‘causa remota’, ‘causa evolutiva’ e ‘causa histórica’”. Em outras palavras, “Mayr termina caracterizando as causas remotas de uma forma que não se compadece com o pluralismo causal da própria Teoria da Seleção Natural que ele mesmo defende” (CAPONI, 2014a, p. 18). Tal

postura faz com que “a ideia de que, enquanto as causas próximas explicam como” se dão “os fenômenos biológicos, as causas remotas” explicam o porquê “desses fenômenos, só tem sentido se” homologamos “causa remota à seleção natural ou à pressão seletiva, deixando de lado fatores evolutivos como a deriva genética e as migrações. Caso contrário”, continua Caponi (2014a, p. 18) “não haveria razão para afirmar que uma causa remota nos dá o porquê de um fenômeno biológico; e menos ainda seu para quê”. Assim, poderíamos citar “a deriva genética [...] para explicar uma determinada proporção entre alelos, e, nesse sentido, também” podemos recorrer a ela “para explicar um estado de caráter [,] mas não diríamos que ela nos brinda [com] o por quê dessa característica” (CAPONI, 2014a, p. 18).

Em suma, “o afã por promover e ressaltar a novidade que possa estar implicada em alguns desenvolvimentos teóricos mais ou menos recentes”, como vimos em Laland et al. (2011, 2013), “e a urgência por responder as objeções que esses desenvolvimentos possam suscitar entre grupos de investigadores [...] como percebemos com a exposição das críticas de vários autores à distinção próximo-remoto, algumas pertinentes, não constituem motivos suficientes e “válidos para abandonar, ou menosprezar, valiosos instrumentos de análise epistemológica que sempre podem” nos auxiliar “a compreender outras, e imprevisíveis, conjunturas do devir de uma ciência” (CAPONI, 2013, p. 212-213). São essas análises epistemológicas, que esclarecem e “fazem progredir as polêmicas científicas”, razão pela qual sempre devem ser feitas com muito cuidado (CAPONI, 2013, p. 213).

## 9 A AUTONOMIA DA BIOLOGIA

Em sua biografia, “Naturalista”, Edward O. Wilson conta o impacto que a biologia molecular causou na biologia como um todo. Foi nas décadas de 1950 e 1960 que a maioria dos biólogos defendia que a biologia poderia ser reduzida às leis da química e da física, em virtude do sucesso das descobertas de Watson e Crick, do modelo da dupla hélice do DNA. Nessa época, prossegue Wilson (1997, p. 51), a sensação entre os biólogos era o livro de Erwin Schrödinger, “O que é vida”, um dos cientistas que sustentava que a vida é um processo inteiramente físico e que pode ser explicada pelos princípios da física e da química. Tal convicção também era compartilhada por James Watson, que em 1956, então com 28 anos, acreditava que toda a biologia deveria “ser transformada numa ciência voltada para moléculas e células e reescrita na linguagem da física e da química (WILSON, 1997, p. 217). Tamanho era o desrespeito de Watson pela maioria dos colegas de departamento em Harvard, que se estendia também à biologia tradicional, “a minha biologia”, diz Wilson (1997, p. 217), que “estava infestada de colecionadores de selos, aos quais faltava inteligência para transformar sua matéria numa ciência moderna”.

Isso ficou evidente numa reunião de departamento na qual Wilson propôs aumentar o número de biólogos evolutivos jovens, pois até então, só havia ele; sugeriu Frederik Smith, “um ecólogo de populações inovador e promissor” que ensinava “biologia ambiental”; a primeira resposta veio em voz baixa: “Será que estão perdendo o juízo”, sussurrou James Watson, ao que Wilson, sinceramente intrigado, perguntou: “Como assim”? Watson respondeu: “só alguém que já perdeu o juízo iria contratar um ecólogo” (WILSON, 1997, p. 218). Seguiu-se um silêncio, até Paul Levine, o chefe de departamento, encerrar assunto, alegando que aquele não era o momento adequado para considerar a proposta; talvez, mais tarde o fariam. É claro que isso nunca aconteceu, e depois de terminada a reunião, Wilson (1997, p. 219) encontrou Elso Barghoorn, professor de biologia evolutiva e um conceituado paleobotânico, que sugeriu que não mais usassem o termo ecologia, pois ela havia se tornado um “palavrão”. Fato é, que durante boa parte da década seguinte, eles deixaram de empregar a palavra, um episódio que para Wilson adquiriu um sentido antropológico, que ele só percebeu tempo depois: “quando uma cultura se predispõe a anular a outra, o uso oficial da língua nativa é a primeira coisa a ser banida pelos conquistadores” (WILSON, 1997, p. 219).

Como abordamos anteriormente, todos estes acontecimentos ratificam as preocupações de Ernst Mayr quando ele retomou a distinção próximo-remoto, num momento em que a biologia evolutiva era eclipsada pelo sucesso arrebatador da biologia molecular. Edward Wilson (1997, p.219) define essa situação como “uma mudança estonteante, [...] deslocamentos de poder estavam por toda parte na biologia, e éramos um microcosmo”, embora, juntamente com os tradicionalistas de Harvard, “concordamos que era preciso por mais biologia molecular e celular no currículo” (WILSON, 1997, p. 219-220), o que acarretou uma mudança no quadro docente, “as fileiras dos biólogos moleculares e celulares engrossaram rapidamente” e “ninguém sabia como impedi-los de dominar o Departamento de Biologia até a extinção final de outras disciplinas” (WILSON, 1997, p. 220). Para quem não estudava biologia no início da década de 1950, “é difícil imaginar o impacto que a estrutura do DNA teve em nossa percepção de como o mundo funciona. Estendendo-se além da transformação da genética”, prossegue o autor, “tal descoberta injetou em toda a biologia uma nova crença no reducionismo”, quer dizer, “fenômenos complexos poderiam ser mais simples do que pensávamos” (WILSON, 1997, p. 221-222). Essa conjuntura “insufinou ambição e atrevimento nos biólogos mais jovens, aconselhando-os: tentem agora; mergulhem rápido e fundo nos mistérios da vida” (WILSON, 1997, p. 222).

Até mesmo Wilson (1997, p. 222), enquanto estudante em Harvard, confessa que também estava empolgado “com os primeiros avanços da biologia molecular”, pois, afirma ele,

se a hereditariedade podia ser reduzida a uma cadeia de quatro letras moleculares – admitindo-se bilhões de tais letras para escrever todo um organismo – não seria também possível reduzir e acelerar a análise de ecossistemas e do comportamento animal [?].

Conforme Edward Wilson (1997, p. 224), em 1960, a biologia estava passando por muitas transformações e “as disciplinas centradas em grupos de organismos”, como por exemplo a botânica, a zoologia e a entomologia “não refletiam mais a realidade da biologia”. Ele narra que a ciência naquele período “estava [...] sendo fatiada em sentido transversal, de acordo com os níveis de organização biológica, ou seja, orientada para a molécula, a célula e o ecossistema”, com os cientistas buscando “princípios genéricos em um ou dois níveis de organização”, configurando os programas de ensino em “biologia molecular, biologia



celular, biologia do desenvolvimento e biologia das populações” (WILSON, 1997, p. 224).

Entre as décadas de 1960 e 1970, num período de transição, a utilização da palavra biologia evolutiva “ganhou largo emprego”, combinando “os estratos mais altos da organização biológica com abordagens em níveis múltiplos do ambiente, do comportamento animal e da evolução” (WILSON, 1997, p. 224). Havia uma tensão crescente que se estendia até mesmo à definição da palavra biologia, em outras palavras, os biólogos moleculares

tinham confiança de que o futuro pertencia a eles. Se a biologia evolutiva chegasse mesmo a sobreviver, pensavam, teria de ser transformada em alguma coisa muito diferente. E eram eles ou seus alunos que fariam isso, trabalhando de baixo para cima para irem da molécula, via célula, ao organismo. A mensagem estava clara: que os colecionadores de selo voltassem para seus museus! (WILSON, 1997, p. 226).

Todos esses acontecimentos forçaram os biólogos evolutivos a “repensar como nunca [sua] legitimidade intelectual”, embora participassem tolidamente das reuniões de departamento e evitassem discutir abertamente “uma agenda de pesquisa e ensino [...] que apresentasse ao mundo o melhor da biologia evolutiva e organísmica” (WILSON, 1997, p. 226). Dado que para os biólogos moleculares o futuro estava claro devido aos seus próprios avanços, estes “faziam pouco esforço para articular uma filosofia da pesquisa biológica” (WILSON, 1997, p. 226-227). É fato que, naquela época, os biólogos evolutivos não podiam “apontar para grandes e recentes avanços comparáveis aos da biologia celular e molecular, que enchiam as páginas das revistas *Nature* e *Science* e dos *Proceedings of the National Academy of Sciences*”, e embora nunca se falasse sobre o assunto, prossegue Wilson (1997, p. 227), “o escárnio estava subentendido: contem nossos prêmios Nobel”. É bem lembrado por Wilson (1997, p. 227) que os heróis da sua juventude, “os gigantes da síntese moderna”, Ernst Mayr e George Simpson, nunca foram “contemplados com um Nobel, aliás, porque nunca um prêmio desses foi dado à biologia evolutiva”.

Apelando para o humor, como fazem os povos oprimidos quando já não tem mais saída, Wilson elaborou, em 1967, um “Glossário de frases de biologia molecular”, que segundo ele, foi elogiado pelos biólogos evolutivos, pois captou “a arrogância dos conquistadores”. Vejamos as expressões que o panfleto continha:

*Biologia Clássica.* A parte da biologia ainda não explicada em termos de física e química. Os Biólogos Clássicos adoram propalar que há muita coisa de Biologia Clássica de que os Biólogos Moleculares, individualmente, não têm conhecimento; mas nós achamos que está bem assim mesmo, porque provavelmente a maior parte disso não merece ser conhecida. Seja como for, não importa nada, porque no fim tudo vai ser explicado em termos de física e de química; aí então será Biologia Molecular e valerá a pena conhecer.

*Descoberta Brilhante.* Um resultado publicável na Corrente Principal da Biologia.

*Corrente Principal da Biologia.* O conjunto dos projetos nos quais eu e meus amigos estamos trabalhando. Também conhecida como Biologia Moderna e Biologia do Século XXI.

*Rapaz Excepcional.* Um Biólogo Molecular iniciante que tenha feito uma Descoberta Brilhante (*q. v.*).

*Magnífico.* Referente a biólogos que desenvolvam projetos na Corrente Principal da Biologia.

*Biologia Molecular.* A parte da bioquímica que suplantou parte da Biologia Clássica. A Biologia Molecular está sendo conduzida, em grande escala, por Cientistas Magníficos que fazem Descobertas Brilhantes (WILSON, 1997, p. 228-229).

*Medíocre.* Referente a Biólogos Clássicos.

Decidimos transcrever o glossário, tendo em vista o que já discutimos nas subseções “4.1 Origem da terminologia e 4.2 Ernst Mayr como um marco”, pois acreditamos que ele reflete as preocupações de Mayr quando retomou a dicotomia próximo-remoto e estabeleceu a distinção entre biologia funcional e biologia evolutiva, inaugurando sua carreira como filósofo da biologia. Wilson, com sua dose de humor e ironia, nos deixa entrever o clima tenso daquele período. As frases por ele elaboradas evidenciam a necessidade de mostrar a todos, seja da comunidade acadêmica ou leigos, que há mais para a biologia, do que só a biologia molecular, parafraseando novamente Ernst Mayr.

Concordamos com Wilson (1997, p. 229) quando ele diz que, atualmente, essas frases “tilintam com a fragilidade das antiguidades”, que o transcorrer “de trinta<sup>17</sup> anos contribuiu em muito para acabar com

---

<sup>17</sup> Edward Wilson lançou sua autobiografia no ano de 1994 e a primeira tradução para a língua portuguesa foi impressa em 1997.

a divisão entre biologia molecular e evolutiva”; porém, “no momento em que escrevo”, muitos sistematas estão desaparecendo dos departamentos universitários “pelo avanço desmedido dos novos campos. Este é o pior estrago isolado que a revolução molecular causou”, enquanto “os ecólogos, postos durante anos à margem, iniciaram seu ressurgimento à medida que a crise ambiental do planeta era mais amplamente admitida”. É importante mencionar mais uma vez, embora isso já tenha sido dito na seção “Experimentos em Ecologia”, que os biólogos moleculares realizam estudos evolutivos, e os biólogos evolutivos “usam rotineiramente dados moleculares para levarem sua agenda darwiniana adiante”, há cordialidade e diálogo entre ambas partes (WILSON, 1997, p. 229).

Analisar esse contexto histórico é fundamental quando o que queremos discutir é a autonomia da biologia, pois “qual é a posição da biologia nas ciências?” é uma pergunta frequente nos recentes “volumes sobre a filosofia da biologia” (MAYR, 1988, p. 8). Foi pensando sobre o seu futuro nas ciências biológicas, que por volta de 1958, os biólogos evolutivos cunharam o termo biologia evolutiva, considerando a evolução a ideia organizadora central fora das aplicações da física e da química (WILSON, 1997), aspecto que, em seu artigo de 1961, Mayr (1961, p. 1501) enfatizou: “todos concordam em afirmar que os seres vivos e os processos vitais não podem ser causalmente explicados em termos de fenômenos físicos e químicos”.

Um ponto importante é definir a palavra autonomia: há aqueles que definem a autonomia como uma completa separação entre as ciências físicas e as ciências biológicas, algo que é facilmente refutado quando pensamos na área de sobreposição entre elas, principalmente no nível molecular (MAYR, 1988). Por outra parte, há “os que apontam para as áreas igualmente importantes não sobrepostas pelas ciências físicas e insistem que somente uma ciência autônoma pode estudá-las adequadamente” (MAYR, 1988, p. 8). Para o mesmo autor, esta controvérsia é produto da história, da visão mecanicista do mundo, que iniciou com os trabalhos de Galileu, depois Newton e Lavoisier e se estendeu a filósofos como “Bacon e Descartes a Locke e Kant”. Para todos eles,

a maneira apropriada de estudar o mundo natural [...] era definir fenômenos em termos de movimentos e forças que obedecessem a leis universais - isto é, leis que não estavam de modo algum restritas no tempo ou no espaço, nem sujeitas a exceções. Tais leis deterministas

permitiram uma predição estrita de eventos futuros, uma vez que as condições presentes foram entendidas. O papel do acaso nos processos naturais foi completamente ignorado. Consequentemente, o experimento controlado foi considerado o único método científico respeitável, enquanto a observação e comparação foram vistas como consideravelmente menos científicas (MAYR, 1988, p. 9).

Essa abordagem mecanicista também predominou na filosofia da ciência, que acabou por tratar a biologia como “uma ciência ‘provincial’ de segunda classe ou, pior ainda, “uma atividade, de acordo com o físico Ernest Rutherford, não muito melhor do que de ‘coleccionador de selos postais’” (MAYR, 1988, p. 9), expressão mencionada algumas linhas acima por Edward Wilson para ilustrar o menosprezo que os biólogos evolutivos recebiam por parte dos biólogos moleculares.

As respostas dos biólogos “às reivindicações dos físicos e filósofos”, de acordo com Mayr (1988, p. 9), foram dadas de três maneiras: os “que trabalhavam em fisiologia e outros ramos da biologia funcional adotaram o fisicalismo e tentaram explicar todos os processos biológicos em termos de movimentos e forças”, destacando-se como líderes desse movimento, “Jacques Loeb, Carl Ludwig e Julius Sachs”. A outra corrente era formada pelos biólogos vitalistas, que embora divergissem sobre o que o vitalismo poderia ser, acreditavam que os seres vivos possuíam um constituinte que os diferenciava da matéria inerte (MAYR, 1988, p. 9-10). Contudo, Mayr (1988, p. 10) afirma que a grande maioria dos biólogos “ignorou os problemas filosóficos da ‘natureza da vida’ e concentrou-se em fazer novas descobertas e elaborar novas teorias”, o que resultou “no florescimento sem precedentes da biologia evolutiva, ecologia, etologia, genética populacional, citologia e muitas outras disciplinas biológicas”, cada uma diferindo em “terminologia, metodologia e estrutura conceitual”, mantendo um contato mínimo entre si e com a física, constatação que deixou muitos filósofos preocupados, especulando se “a ciência como um todo seria perdida, substituída por um grande número de ciências individuais independentes”.

Diante desta ameaça, surgiu um movimento que pretendia unificar a ciência, através de “duas amplas possibilidades: (1) trazer todas as ciências para o denominador comum das ciências físicas”, ou, “(2) adotar um novo conceito mais amplo de ciência que se encaixaria não apenas nas ciências físicas, mas também nas ciências da vida” (MAYR, 1988, p. 10). Para a primeira alternativa, Mayr (1988, p. 10) argumenta que é preciso

responder à pergunta “Os fenômenos, as leis e os conceitos da biologia podem ser reduzidos com sucesso aos da ciência física?”. Se a resposta for não, “então a autonomia da biologia é, por assim dizer, automaticamente estabelecida”.

Conforme Mayr (1988, p. 10), entre as décadas de 1960 e 1970 havia reducionistas inflexíveis, mas seu número diminuiu gradativamente com a passagem de mais uma década. O problema era que o termo reducionismo estava sendo utilizado com três significados diferentes: (1) redução constitutiva, que postula uma explicação físico-química dos eventos e processos encontrados no mundo dos seres vivos no nível dos átomos e moléculas, e que portanto, não é questionada pelos biólogos modernos; (2) redução explicativa: “afirma que todos os fenômenos e processos em níveis hierárquicos mais altos podem ser explicados em termos das ações e interações dos componentes no nível hierárquico mais baixo” (MAYR, 1988, p. 10-11). Contudo, para os organicistas, prossegue o mesmo autor, “novas propriedades e capacidades emergem em níveis hierárquicos mais altos e só podem ser explicadas em termos dos constituintes nesses níveis” e isso pode ser verificado na maioria dos fenômenos estudados pelos biólogos; (3) redução teórica, na qual “as teorias e leis formuladas na biologia são apenas casos especiais de teorias e leis formuladas nas ciências físicas, e que tais teorias biológicas podem assim ser reduzidas a teorias físicas” (MAYR, 1988, p. 11). No entanto, como lembra Mayr (1988, p. 11) “a redução teórica tem sido apenas parcialmente bem-sucedida, mesmo dentro das ciências físicas, e tem sido singularmente mal-sucedida dentro das ciências biológicas”.

Em outras palavras, segundo Caponi (2004, p. 122-123), na filosofia da biologia,

e no que diz respeito à relação entre biologia e física, o que entra em questão quando se discute o reducionismo é a possibilidade, e a necessidade, de que os fenômenos ou os predicados biológicos, possam ser definidos, caracterizados ou explicados em virtude de componentes, termos ou teorias físicas.

Precisamos ter cuidado com a afirmação de que “todas as descrições possíveis e relevantes de um fenômeno biológico podem ser traduzidas a descrições que podem funcionar como explanandum de explicações físico-químicas” (CAPONI, 2004, p. 123). É neste ponto, diz Caponi (2004, p. 127) que devemos ter “sempre a precaução de especificar a qual desses dois grandes domínios das ciências da vida que

são a biologia funcional e a biologia evolutiva estamos nos referindo”, pois, claramente, “uma coisa é a resposta, afirmativa ou negativa, que possamos dar para a biologia funcional e outra coisa é a resposta, também afirmativa ou negativa que possamos dar para a biologia evolutiva” (CAPONI, 2004, p. 127)

Como muitos filósofos já apontaram, [Popper, Beckner, Kitcher, entre outros] “a tentativa de unificar a ciência ao reduzir a biologia à física tem sido um fracasso” (MAYR, 1988, p. 11). As mudanças que aconteceram nos últimos anos, tanto na física quanto na biologia, evidenciam que se tal unificação acontecer, ela será muito diferente, muito mais ampla (MAYR, 1988, p. 12). O determinismo estrito da física clássica cedeu lugar ao reconhecimento, por parte dos cientistas, que parte das leis da física são estatísticas, que os processos estocásticos ocorrem em todos os níveis de organização hierárquica, e no estudo de alguns desses processos, “a observação foi elevada ao status de um método científico válido onde o experimento é difícil ou impossível de realizar, como na meteorologia e cosmologia” (MAYR, 1988, p. 12). Além disso, Mayr afirma que “os físicos estão começando a reconhecer que o desenvolvimento de conceitos pode ser uma ferramenta tão poderosa quanto a formulação de leis na compreensão de fenômenos físicos”.

Na biologia, as mudanças que começaram em 1859, com Darwin, a publicação de “A origem das espécies” e a fundação da biologia evolutiva, foram ainda mais drásticas. Somadas ao posterior desenvolvimento da “biologia comportamental, a ecologia, a biologia populacional e outros ramos da biologia moderna”, essas transformações tornaram “ainda mais evidente como a mecânica era o paradigma inadequado para a biologia” (MAYR, 1988, p. 12). Contudo, a influência do vitalismo também estava diminuindo, pois, cada vez mais, os biólogos reconheciam que todos os processos nos organismos vivos são consistentes com as leis da física e da química”, diferindo da matéria inanimada quanto à “organização distinta da matéria em sistemas vivos” (MAYR, 1988, p. 12).

Para Mayr (1988, p. 13-14) “estabelecer e fundamentar a autonomia da biologia tem sido um processo lento e doloroso”, pois, significa, diz ele, “ficar livre não só de conceitos padrão do fisicalismo, como essencialismo e determinismo, mas também de alguns conceitos metafísicos [...] como o vitalismo ou teleologia”. Ao pensarmos nos seres vivos, a característica que os distingue da matéria inorgânica é seu nível de complexidade, perceptível em todos os níveis hierárquicos de organização, “que lhes dá a capacidade de responder a estímulos externos, produzir ou liberar energia (metabolismo), crescer, diferenciar e replicar”

(MAYR, 1988, p. 14). Além disso, “os organismos são únicos no nível molecular porque têm um mecanismo para o armazenamento de informação historicamente adquirida, enquanto a matéria inanimada não”, quer dizer, o fato de todos os seres vivos possuírem um código genético (DNA) lhes confere “uma dualidade peculiar, consistindo de um genótipo e um fenótipo” (MAYR, 1988, p. 16).

Dando continuidade à sua argumentação, Mayr (1988, p. 17) explica que durante muito tempo o experimento foi considerado, tanto por físicos quanto por filósofos,

o único método legítimo da ciência. De fato, desde os dias de Copérnico e Kepler, a observação e a comparação têm sido métodos extremamente bem-sucedidos em ciências físicas como astronomia, geologia, oceanografia e meteorologia. E na biologia, onde a observação e a comparação sempre foram de suma importância, os métodos experimentais foram incorporados ao repertório metodológico de muitas disciplinas originalmente observacionais, incluindo a ecologia e a etologia.

No entanto, Mayr (1988, p. 17) enfatiza que para entendermos “os papéis dos métodos experimentais e comparativos na biologia” é fundamental percebermos “que a biologia consiste de fato em dois campos de estudo bastante diferentes”, uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas, assunto que já discutimos. Mas, precisamos reafirmar: “não há nada nas ciências físicas que corresponda à biologia das causas remotas”. Como afirma Beatty (1994, p. 339), levar em conta a distinção proposta por Mayr esclarece “o que torna a biologia especial entre as ciências”. Enquanto Loeb, fisiologista que Mayr criticou no artigo de 1961, dizia que a biologia precisava dos métodos do físico e também do ponto de vista deste último sobre a natureza de uma explicação científica, “Mayr permitiu que o estudo da causação próxima na biologia abordasse ‘o ideal de um experimento puramente físico ou químico’ [MAYR, 1961, p. 1502]”, fato que “deixa a perspectiva evolutiva mais responsável pelo caráter especial e autonomia da biologia”.

Para Caponi (2004, p. 120) “talvez, a pergunta sobre a possibilidade de reduzir as ciências da vida à física e à química constitua o problema fundacional da filosofia da biologia. Mas, se assim não fosse” – prossegue ele – “ninguém negaria por isso que a mesma tem dado lugar a um dos tópicos mais transitados e recorrentes dessa disciplina”. Precisamos distinguir “os dois modos complementares de interrogar o vivente”, e quando se trata “da polêmica sobre a relação entre física e

biologia”, uma opinião que também compartilhamos com Caponi (2004, p. 121) “a mesma não deveria sequer ser elaborada sem especificar a qual dos dois domínios da biologia nos referimos”.

Convém lembrar, de acordo com Mayr (1998, p. 62) que, “na história da biologia, a formulação de definições comprovou-se como sendo muito difícil, e bom número de definições foi repetidamente modificado”. É o que estamos propondo aqui: não o descarte da dicotomia, tampouco a criação de um novo termo, mas sim, um ajuste proveniente de uma melhor compreensão dos conceitos utilizados. Para Mayr (1988, p. 62)

isso não deve causar surpresa, tendo em vista que as definições são verbalizações temporárias de conceitos, e os conceitos (particularmente os difíceis) são usualmente repetidas vezes revisados, quando crescemos o nosso conhecimento e inteligência. Isto é muito bem ilustrado pelas definições de conceitos como espécie, mutação, território, gene, indivíduo, adaptação e aptidão.

O mesmo se pode dizer sobre “o papel de muitos processos biológicos como meiose, gastrulação e predação”, ou seja, “o que eles desempenham na vida de um organismo não pode ser descrito apenas por referência a leis físicas ou reações químicas, mesmo que os princípios físico-químicos sejam operantes” (MAYR, 1988, p. 18). Estes conceitos descrevem processos que só ocorrem no mundo orgânico, são “fenômenos biológicos como espécies, competição, mimetismo, território, migração e hibernação” entre tantos outros exemplos, “para os quais uma descrição puramente física é, na melhor das hipóteses, incompleta, senão irrelevante” (MAYR, 1988, p. 18). Caponi (2004, p. 137) aponta que quando discutimos “se as únicas descrições relevantes de um fenômeno biológico são aquelas passíveis de ser convertidas ou substituídas por descrições que nos apresentem tais fenômenos como meros eventos físicos; ou” –prosegue o mesmo autor – “pelo contrário, existem descrições que, sendo biologicamente relevantes, não podem ser, em princípio traduzidas em uma linguagem física”, é nesta segunda possibilidade, que o reducionismo programático chega ao seu limite, suscitado pela biologia evolutiva.

Para Mayr (1988, p. 18) uma excelente “maneira de demonstrar as diferenças epistemológicas entre as ciências físicas e a biologia organísmica [é] apontar para os diferentes papéis das leis nas duas ciências”, algo que fizemos ao caracterizar invariantes evolutivos e invariantes ecológicos. As leis eram consideradas universais na física



clássica, uma projeção que se estendeu também à biologia do século XIX: Darwin, por exemplo, em “A origem das espécies”, “refere-se a leis que controlam certos processos biológicos, não menos de 106 vezes em 490 páginas” (MAYR, 1988, p. 18). Contudo, hoje, “as generalizações na biologia moderna tendem a ser estatísticas e probabilísticas e muitas vezes têm numerosas exceções”, como por exemplo, “pode-se generalizar a partir do estudo das aves, das florestas tropicais, do plâncton de água doce ou do sistema nervoso central”, porém, para Mayr (1988, p. 19) “a maioria dessas generalizações tem uma aplicação tão limitada que o uso da palavra lei, no sentido das leis da física, é questionável”.

É claro que muitas teorias biológicas “foram formuladas sobre os mecanismos de herança, os processos básicos de mudança evolutiva e certos fenômenos fisiológicos do nível molecular até o dos órgãos”, comparáveis às teorias da física (MAYR, 1988, p. 19). Todavia, “nas ciências da vida, [...] várias formas de pluralismo são frequentes”, principalmente quando nos referimos a uma adaptação particular, que pode ter sido produzida por vários caminhos evolutivos diferentes, ou seja, “o resultado final de um processo evolutivo pode ser um compromisso entre várias forças de seleção. No estudo das causas, o biólogo deve estar sempre ciente desse potencial pluralismo”, que torna a predição na biologia, muitas vezes, probabilística (MAYR, 1988, p. 19).

Para promover a unificação da ciência, de acordo com Mayr (1988, p. 21), a filosofia da ciência terá que reconhecer a autonomia da biologia, incluindo em seu vocabulário palavras como biopopulação, reconhecendo processos estocásticos e o pluralismo de causas e efeitos. Ainda, diz o mesmo autor,

se os biólogos, físicos e filósofos que trabalham em conjunto podem construir uma ciência ampla e unificada que incorpore tanto o mundo vivo como o não vivo, teremos uma base melhor para construir pontes para as humanidades e alguma esperança de reduzir essa infeliz fissura em nossa cultura.

Mayr (1998, p. 97-98) afirma que “a biologia funcional divide com as ciências físicas um interesse por leis, previsão, todos os aspectos de quantidade e quantificação, bem como os aspectos funcionais dos processos; enquanto”, continua ele, “na biologia evolutiva as questões como qualidade, historicidade, informação e valor seletivo, são de especial interesse”. Até aqui, nenhuma novidade, pois já caracterizamos as duas biologias anteriormente. O que queremos destacar, embora esse não seja nosso enfoque, é que as questões que a biologia evolutiva coloca também são do interesse das ciências sociais e por isso, é razoável

“considerar a biologia evolutiva uma espécie de ponte entre as ciências físicas, de um lado, e as ciências sociais e humanidades, de outro” (MAYR, 1998, p. 98).

Se a biologia como disciplina estava dormente até as décadas de 1830 a 1840 e permaneceu assim por um bom tempo, em virtude da física clássica ser dominante na filosofia da ciência (MAYR, 1988), atualmente, ela se tornou uma ciência muito mais vasta e unificada em relação a anos anteriores, muitas controvérsias de séculos passados, como o vitalismo, foram completamente refutadas, de modo que podemos afirmar que a biologia conquistou sua “emancipação definitiva das ciências físicas” (MAYR, 1998, p. 155). Além disso, cada vez mais, um número maior de biólogos “assumiram que a biologia funcional e a biologia evolutiva não apresentam uma situação de ‘ou-ou’, mas que problema biológico algum pode ser resolvido” sem que sejam consideradas as causas próximas e as causas remotas, fato que reforçaremos na seção seguinte.

## 10 “UM RECURSO CONCEITUAL VÁLIDO E INSUBSTITUÍVEL”

Como já afirmamos várias vezes, quando Mayr retoma a dicotomia próximo-remoto, ele estava preocupado em legitimar a biologia evolutiva, que perdia espaço, recursos financeiros, acadêmicos e pesquisadores para a biologia molecular. No seu artigo de 1961, ao reelaborar alguns aspectos da distinção e estabelecer uma biologia funcional de causas próximas e uma biologia evolutiva de causas remotas, ele afirma:

No entanto, o biólogo sabe que muitas discussões acaloradas sobre a ‘causa’ de um certo fenômeno biológico poderiam ter sido evitadas se os dois oponentes tivessem percebido que um deles se preocupava com as causas próximas e o outro com as causas remotas (MAYR, 1961, p. 1503).

Por várias vezes, nas suas obras, Mayr (1998, p. 97) insistiu nesse fato: “existe [...] uma falha bem pronunciada da comunicação entre os representantes da biologia funcional e os da biologia evolutiva”. Ele também sabia que não existia uma explicação unitária na biologia e, conseqüentemente, não poderia haver uma filosofia unitária da ciência (BEATTY, 1994, p. 352). Isso demonstra que “Mayr realmente pretendia reorientar a filosofia da ciência baseada na física da época”, e “não foi uma transição difícil do papel de porta-voz da biologia evolutiva para o filósofo da biologia” (BEATTY, 1994, p. 352). Mayr argumentou que “a necessidade de explicações remotas (além de próximas) protege a biologia de uma redução à biologia molecular e”, conseqüentemente, à química e à física”, assegurando, assim, a autonomia da biologia e “também a autonomia da filosofia de biologia”, que tornou-se uma área de inquérito legítima devido à defesa da distinção próximo-remoto por Mayr (BEATTY, 1994, p. 352).

Beatty (1994, p. 352) afirma que “os filósofos da biologia [...] que não mostram muita apreciação pela distinção, podem ser desculpados como simplesmente provincianos, pois ela “é considerada crucial para a compreensão da biologia”. De fato, “nenhum problema biológico pode ser plenamente resolvido sem a elucidação tanto das causas próximas quanto das causas remotas” (MAYR, 1998, p. 94) e, na opinião do mesmo autor, compreender que existem os dois campos, biologia funcional e biologia evolutiva, é um dos princípios ou conceitos que “poderiam constituir uma boa base para fundamentar uma filosofia da biologia” (MAYR, 1998, p. 96).

Embora a filosofia da biologia tenha se desenvolvido muito nas

últimas décadas, a sua emergência foi um processo longo, trabalhoso e sofrido”, pois prevaleciam “conceitos inadequados ou errôneos” (MAYR, 1998, p. 62). Em alguns casos, a introdução de um termo novo como “mecanismos de isolamento”, “taxonomia” e “telonômico” contribuiu para esclarecer “situações de conceitos anteriormente confusos”; porém, na maioria das vezes, “a barafunda conceitual teve que ser previamente eliminada, antes que a introdução de uma nova terminologia pudesse trazer algum benefício” (MAYR, 1998, p. 62), como aconteceu com os termos “genótipo” e “fenótipo”, por exemplo. Além disso, Mayr (1998, p. 62) explica outra dificuldade: um mesmo termo pode ser utilizado para se referir a conceitos diferentes, como a palavra evolução, que tinha um significado diferente para os embriologistas do século XVIII, para os darwinianos, para os antropólogos e selecionistas.

Mayr (1998, p. 931) afirma que “em todas as grandes controvérsias da história da biologia, estavam envolvidas polaridades ideológicas básicas”. Ao interpretar as explicações próximas e remotas como concorrentes, quer dizer, “como se uma perspectiva forçosamente descarta a outra, ou a torna supérflua” (BEATTY, 1994, p. 338), estamos esquecendo o que para Mayr (1998, p. 943) deveria ser sempre levado em conta para cada problema biológico: “o princípio das ‘duas faces da mesma moeda’”. Por exemplo, essa dualidade causal é evidente quando falamos de dimorfismo sexual e optamos pela “interpretação hormonal” ou a “interpretação selecionista”, o mesmo sendo válido para todos os fenômenos sazonais de migração de pássaros.

De acordo com Mayr (1998, p. 943), seguindo a tradição da pesquisa que é dominante, certos modelos explicativos são privilegiados, “e há o risco de que tais explicações venham a ser aplicadas a situações em que elas são totalmente inadequadas”, como ocorreu “quando os ‘movimentos’ e as ‘forças’ estavam na moda como explicação nas ciências físicas”, e consequentemente, “os processos fisiológicos dos organismos eram explicados por ‘movimentos das moléculas’”. Quando Newton unificou a mecânica terrestre e cósmica, pela introdução da força da gravidade, uma “força vital” foi utilizada para explicar os fenômenos nos seres vivos (MAYR, 1998, p. 943). Muitos outros exemplos podem ser citados para “mostrar como a adoção de conceitos ou de técnicas da moda fracassou em produzir resultados significativos”.

A frase de Mayr que citamos acima resume bem nosso pensamento: não se trata de não utilizar “conceitos da moda”, em voga no momento, mas de compreender que criar, ou usar um novo termo, não é uma alternativa viável quando queremos esclarecer ou dirimir os problemas epistemológicos da biologia, especificamente os que envolvem

a ecologia de populações e a ecologia evolutiva. Aí, a dicotomia proposta por Mayr, com pequenas adequações que advêm de uma leitura mais atenta do seu manuscrito de 1961, fazem a distinção próximo-remoto permacer “um recurso conceitual válido e insubstituível”, como afirma Caponi (2013, p. 197), pois ela “permite entender as especificidades da biologia evolutiva”.

No tocante à Ecologia, foi surpreendente constatarmos, enquanto elaborávamos a seção “Experimentos em Ecologia”, que apenas dois dos livros texto de Ecologia consultados, faziam referência à dicotomia, e no entanto, nenhum deles citou Ernst Mayr! Que a distinção entre a Ecologia de Populações e a Ecologia Evolutiva é artificial e até errônea, já sabíamos e apontamos essa questão desde a introdução do nosso estudo. No entanto, o que chama mais atenção é o fato de que Dajoz (2005, p. V), ao abordar a dicotomia – ao que parece, sem saber da existência de uma formulação anterior– no prefácio de seu livro, tenha utilizado como referência, a obra de Jacob (1983) “A lógica da vida”. O trecho é o seguinte:

Contrariamente ao que com frequência se imagina, a biologia não é uma ciência unificada. [A heterogeneidade dos objetos, a divergência dos interesses, a variedade das técnicas, tudo isto contribui para multiplicar as disciplinas].<sup>18</sup> Nos extremos do leque, distinguem-se duas grandes tendências, duas atitudes que acabam por se opor radicalmente. A primeira destas atitudes pode ser qualificada de *integrista* ou de *evolucionista*.<sup>19</sup> Para ela, não somente o organismo não é dissociável em seus elementos constituintes, como há frequentemente interesse em vê-lo como elemento de um sistema de ordem superior, grupo, espécie, população, família ecológica. Esta biologia se interessa pelas coletividades, pelos comportamentos, pelas relações que os organismos mantêm entre si e com o seu meio. [Procura nos fósseis o indício da emergência das formas que

---

<sup>18</sup> Parte suprimida em Dajoz.

<sup>19</sup> Grifos nossos. Aí está mais uma designação diferente: na distinção de Mayr, equivale à biologia evolutiva de causas remotas. Porém, uma ressalva é necessária: não tivemos acesso às obras originais de Dajoz e Jacob e, por isso, não podemos precisar os termos utilizados. A escolha das palavras “integrista” e “evolucionista” pode ter sido feita pelos tradutores. Embora sejam tradutores diferentes, ambas palavras, da mesma maneira, aparecem nas duas obras.

vivem atualmente. Impressionada com a incrível diversidade dos seres, analisa a estrutura do mundo vivo, procura a causa dos caracteres existentes, descreve o mecanismo das adaptações. Seu objetivo é especificar as forças e os caminhos que conduziram os sistemas vivos à fauna e à flora atual. Para o biólogo integrista o órgão e a função só tem interesse quando considerados no interior de um todo, constituído não somente pelo organismo, mas pela espécie com seu cortejo de sexualidade, vítimas, inimigos, comunicação, ritos]<sup>20</sup>. O biólogo integrista se recusa a considerar que todas as propriedades de um ser vivo, seu comportamento, seus desempenhos, possam ser explicados somente por suas estruturas. Para ele, a biologia não pode se reduzir à física ou à química. Não porque pretenda invocar o incognoscível de uma força vital, mas porque a integração em todos os níveis confere aos sistemas propriedades que seus elementos não têm. O todo não é apenas a soma das partes (JACOB, 1983, p. 14).

Depois de iniciar o prefácio da sua obra com esta citação, Dajoz (2005, p. V) comenta sobre o conceito de ecologia, criado por Ernst Haeckel. Nada é dito sobre a biologia funcional, que Jacob (1983, p. 14) primeiramente chama de tomista ou reducionista, afirmando que para esta biologia, “o organismo é sem dúvida um todo, mas que deve ser explicado apenas pelas propriedades das partes. Ela se interessa pelos órgãos, pelos tecidos, pelas moléculas. A biologia tomista”, continua Jacob, “procura dar conta das funções unicamente pelas estruturas. Sensível à unidade de composição e de funcionamento que observa atrás da diversidade dos seres vivos”, ela enxerga, “nos desempenhos do organismo, a expressão de suas reações químicas”. E Jacob (1983, p. 15) prossegue falando das experiências que o biólogo funcional realiza, para posteriormente, enfatizar “a diferença de método, [...] de objetivo” e de “linguagem, de esquemas conceituais e, por conseguinte, de explicações causais de que é passível o mundo vivo”. A partir desse ponto, François Jacob apresenta a distinção de Mayr, sem no entanto, citá-lo: “uma trata das causas remotas que trazem à cena a história da Terra e dos seres vivos durante milhões de gerações. A outra, ao contrário,” diz ele, “trata das causas imediatas”<sup>21</sup>

---

<sup>20</sup> Parte suprimida em Dajoz.

<sup>21</sup> Como já dissemos na nota de rodapé 22, a palavra imediata pode ter sido uma escolha da tradutora da obra.

que dizem respeito aos elementos constituintes do organismo, seu funcionamento, as reações ao que o cerca”.

Então, é espantoso que Dajoz (2005) não mencione a biologia funcional, descompasso que remete, novamente, à afirmação de Orians (1962) de que a evolução parece ser a única teoria real da Ecologia. É incrível, como após tantos anos, esta afirmação seja levada ao “pé da letra” por muitos ecólogos que limitam sua área de interesse. Não que esse seja o caso de Dajoz, não nos cabe julgar, mas a questão aqui é que também é inevitável não concordar com Jacob (1983, p. 15) quando ele recorda que “muitas controvérsias, mal-entendidos [...] devem-se à confusão entre estas duas atitudes da biologia”, cada qual com o objetivo de “instaurar uma ordem no mundo vivo”. Outros autores, como Begon, Townsend e Harper (2007) mencionam que a maioria dos fenômenos estudados pelos ecólogos requer uma explicação tanto por causas próximas como por causas remotas, enfatizando que os capítulos quatro, nove e dezanove da sua obra, só podem ser entendidos se explicados por causas remotas, como já mencionamos.

Todas essas situações ratificam a importância da distinção próximo-remoto para a correta compreensão epistemológica da ecologia, e alguns autores já deram esse primeiro passo. Contudo, ainda há muito por fazer, e, se no momento, esta tese oferece uma contribuição genuína a esse campo de investigação, certamente, não termina aqui. Ela representa um pequeno passo em relação à tarefa árdua que uma análise epistemológica acarreta: sem dúvida, oferece uma alternativa para resolver os entraves com que a ciência da ecologia se depara atualmente.

## 11 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esperamos ter demonstrado que a estrutura conceitual da biologia só pode ser satisfatoriamente compreendida se considerarmos que ela se divide em duas áreas de investigação: a biologia funcional e a biologia evolutiva. Embora elas apresentem diferenças de metodologia, conceitos, linguagem e experimentos, são complementares e não alternativas. Todo fenômeno do mundo vivo só poderá ser suficientemente esclarecido se perguntarmos por suas causas próximas (como) e por suas causas remotas (por que).

Para manter a validade da dicotomia, bastaram pequenos ajustes e um melhor entendimento do que Mayr estava querendo dizer quando caracterizou as causas remotas, ao homologá-las ao conceito de seleção natural. Para evitar mal-entendidos a esse respeito, temos que diferenciar a biologia funcional em termos de uma de biologia de organismos e a biologia evolutiva em termos de uma biologia de linhagens. Linhagens que estão sujeitas a diferentes tipos de pressões seletivas, que se configuram não só a partir de fatores ecológicos, mas também, do que a própria linhagem gera e aceita à medida em que evolui, ou seja, as pressões seletivas são resultado do dever dessas linhagens.

Somado a isso, o discernimento entre variáveis populacionais e variáveis fisiológicas, bem como das técnicas utilizadas para observar um fenômeno, daquelas empregadas para manipulá-lo experimentalmente, é relevante para melhor entender a diferença entre causas próximas e causas remotas e possibilita estabelecer as diferenças entre a ecologia de populações e a ecologia evolutiva, deixando claro que ao abordarmos a primeira, estamos respondendo questões conectadas à biologia funcional, enquanto que a segunda, se refere à biologia evolutiva. Talvez, aqui esteja o elemento mais surpreendente deste estudo: sabíamos que essa distinção ainda precisava ser demarcada e estabelecida, que era artificiosa e errônea; porém, ao constarmos que muitos autores dos livros texto de ecologia aqui citados, não só misturavam os dois campos – como supomos inicialmente – mas também, desconheciam a distinção consagrada por Ernst Mayr em 1961, fomos tomados pelo espanto.

Primeiro, porque a frase que veio à mente, quase que instantaneamente, foi a de Beatty (1994), de que a falta de familiaridade com a posição de Mayr seria imperdoável, pois a distinção entre causas próximas e remotas é considerada, até pelos seus críticos, uma contribuição clássica para a filosofia da biologia. A dicotomia só foi citada em duas obras, no entanto, nenhuma delas mencionou Mayr, quem apareceu como referência em uma das obras, que só mencionou a biologia



evolutiva, foi François Jacob! Embora seja desconcertante esta constação, não é esse o fato que possui maior relevância, e sim, o segundo motivo do nosso assombro. De repente, cinquenta e oito anos depois, era como se estivéssemos vivenciando algumas das preocupações manifestadas por Ernst Mayr, quando ele retomou a distinção: o desconhecimento, por parte dos biólogos, das questões com as quais se ocupam ao desenvolverem suas pesquisas, a falta de diálogo entre as duas biologias e a sua insitência em afirmar que as causas próximas e as causas remotas não são concorrentes, não é preciso fazer uma escolha do tipo “ou-ou”, pelo contrário, são complementares.

Mas há um alento em tudo isso: a contribuição autêntica deste estudo para a compreensão da Ecologia, evidente pelo que citamos acima. Parafraçando Darwin em sua autobiografia, espero ter acrescentado uma modesta contribuição à nobre estrutura da ciência natural, resultado do ardente empenho de uma “bióloga filósofa”. Esse foi um pequeno primeiro passo, ainda há muito a ser feito para elucidar os problemas que a ciência da Ecologia enfrenta. Ainda há uma Filosofia da Ecologia recente, em vias de desenvolvimento. Além disso, embora esse não tenha sido meu objetivo nessa discussão, a correta compreensão da distinção entre causas próximas e causas remotas pode ajudar para uma melhor articulação dos conteúdos relativos ao ensino da Ecologia na educação superior.

Por fim, eu não poderia terminar esta tese de outra forma, que não fosse com essa citação de Mayr (1998, p. 96, grifo meu): “é difícil para um filósofo tradicional entender os problemas da biologia. Para sua excusa”, afirma ele, “é preciso afirmar que a culpa deve ser dividida com os biólogos, que falharam em apresentar uma análise clara dos problemas conceituais da área. *Diante das árvores, foram incapazes de ver a floresta*”. Quando eu só via árvores, comecei a me perguntar o que é uma espécie. Quando eu só via árvores, me perguntei o que era o método científico. Quando eu só via árvores, e carregava algumas de suas pequenas partes para identificá-las no laboratório, eu percebi o quanto meu conhecimento era incompleto. Essas questões me trouxeram até aqui. Quanto ao conhecimento, bem...continua incompleto! Mas, hoje, é cheio de satisfação e contentamento, de uma bióloga que acredita ter conseguido ver a floresta.

## REFERÊNCIAS

- ACOT, Pascal. **História da Ecologia**. Rio de Janeiro: Campus, 1990, 212p.
- AMUNDSON, Ron. **The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- ARIEU, André. Ernst Mayr's 'ultimate /proximate' distinction reconsidered and reconstructed. **Biology and Philosophy** **18**: 553–565, 2003.
- ÁVILA-PIRES, Fernando. **Fundamentos Históricos da Ecologia**. Ribeirão Preto: Holos, 1999, 279p.
- AYALA, Francisco José. En el centenario de Darwin. **Ludus Vitalis**, Florianópolis, SC, v. 17, n. 32, p. 1-16, 2009.
- BARNARD, Chris. **Questions about behavior**. New York: Prentice-Hall, 2004.
- BEATTY, John. The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. **Biology and Philosophy**, **9**: 333-356, 1994.
- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin. R.; HARPER, John. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2007, 752p.
- BERRY, Robert James. Scientific natural history: a key base to ecology. **Biological Journal of the Linnean Society**, **32**, p. 17-29, 1987.
- BOCK, Walter J. The Darwin-Wallace myth of 1858. **Proceeding of the Zoological Society**, v. 62, n.1, p. 1-12, 2009.
- BOWLER, Peter J. **Historia Fontana de las ciencias ambientales**. Fondo de cultura económica, 2000, 467p.
- BRANDO, Fernanda da Rocha; EL-HANI, Charbel Niño. Apresentação: Dossiê sobre História e Filosofia da Ecologia e suas interfaces com a ecologia teórica e o ensino de ecologia. **Filosofia e História da Biologia**,

São Paulo, v. 11, n. 2, p. 137-155, 2016

BROWNE, Janet. “**A Origem das Espécies**” de Darwin: uma biografia. Rio de Janeiro: Jorge Zahar Editor, 2007, 171p.

CAIN, Michael L.; BOWMAN, William D.; HACKER, Sally. D. **Ecologia**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2018, 720p.

CAPONI, Gustavo. Claude Bernard, Charles Darwin y los dos modos fundamentales de interrogar lo viviente. **Principia**, Florianópolis, SC, v. 1, n. 2, p. 203-238, 1997.

\_\_\_\_\_. Experimentos en biología evolutiva: ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan? **Episteme**, Porto Alegre, **16**: 61-97, 2003.

\_\_\_\_\_. La Distinción entre *Biología Funcional* y *Biología Evolutiva* como Clave para la Discusión del Reduccionismo en Ciencias de la Vida. **Cad. Hist. Fil. Ci.**, Campinas, série 3, v. 14, n. 1, p. 119-157, jan.-jun. 2004.

\_\_\_\_\_. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. **Scientiae Studia**, São Paulo, SP, **4** (1): 9-43, 2006a.

\_\_\_\_\_. O impacto do darwinismo no trabalho dos naturalistas de campo. **Filosofia e História da Biologia**, v. 1, p. 137-146, 2006b

\_\_\_\_\_. La Biología Evolucionaria del desarrollo como ciencia de causas remotas. **Signos Filosóficos**, **10** (20): 121-142, 2008.

\_\_\_\_\_. Sobre la génesis, estructura y recepción de *El origen de las especies*. **Scientiae Studia**, São Paulo, SP, v. 7, n. 3, p. 403-424, 2009.

\_\_\_\_\_. El adaptacionismo como corolario de la teoría de la selección natural. **Éndoxa: Series Filosóficas**, Madrid, n. 24, p. 123-142, 2010a.

\_\_\_\_\_. Filiação comum e adaptação em *Sobre a origem das espécies*. **Revista Brasileira de História da Ciência**, Rio de Janeiro, RJ, v. 3, n. 1, p. 6-15, jan.-jun. 2010b.

\_\_\_\_\_. Función, adaptación y diseño en Biología. **Signos Filosóficos**, 12 (24): 71-101, 2010c.

\_\_\_\_\_. Ideal de orden natural y objetivo explanatorio de la teoría de la selección natural. **Filosofia Unisinos**, v. 12, n. 1, p. 20-37, jan.-abr. 2011a.

\_\_\_\_\_. La consolidación del programa adaptacionista. **Scientiae Studia**, São Paulo, SP, v. 9, n. 4, p. 739-775, 2011b.

\_\_\_\_\_. **La segunda agenda darwiniana**: contribución preliminar a la historia del programa adaptacionista. México: Centro de estudios filosóficos, políticos y sociales Vicente Lombardo Toledano, 2011c.

\_\_\_\_\_. Nacer puede ser fácil; lo difícil es no morir. **Ludus Vitalis**, Florianópolis, SC, v. 19, n. 35, p. 313-318, 2011d.

\_\_\_\_\_. El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto. **Revista de Filosofia Aurora**, 25 (36): 197-216, 2013.

\_\_\_\_\_. Contribución a una historia de la distinción próximo-remoto. **Revista Brasileira de História da Ciência**, v. 7, n. 1, p. 16-31, jan.-jun. 2014a

\_\_\_\_\_. El caleidoscopio de Darwin. **Scripta Philosophiae Naturalis**, 5: 25-48, 2014b

\_\_\_\_\_. **Leyes sin causa y causas sin ley en la explicación biológica**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2014c, 226p.

DAJOZ, Roger. **Principios de Ecología**. Trad. Fátima Murad. 7. ed. Porto Alegre: Artmed, 2005, 520p.

DARWIN, Charles Robert. **The Origin of Species** [1876]. New York: New York University Press, 1988, 512p.

\_\_\_\_\_. [1859]. **The Origin of Species**. London: Collector's Library, 2004, 576p.

\_\_\_\_\_. A autobiografía de Charles Darwin. In: **Entendiendo Darwin**. São Paulo: Planeta, 2009a, 296p.

\_\_\_\_\_. **A Evolução: Cartas seletas de Charles Darwin.** São Paulo: UNESP, 2009b, 352p.

DAWKINS, Richard. **O relojoeiro cego: a teoria da evolução contra o desígnio divino.** São Paulo: Companhia das Letras, 2001, 496p.

DESMOND, Adrian; MOORE, James. **Darwin: a vida de um evolucionista atormentado.** São Paulo: Geração Editorial, 2007, 796p.

FERNANDEZ, Fernando Antonio dos Santos. Subindo nos ombros de gigantes: os heróis da fascinante aventura intelectual de uma ciência chamada Ecologia. Pp. 9-17, *in*: PETRY, Ana. C.; PELICICE, Fernando M.; BELLINI, Luzia M. (Orgs.). **Ecólogos e suas histórias: um olhar sobre a construção das idéias ecológicas.** Maringá: Eduem, 2010, 262p.

\_\_\_\_\_. **O poema imperfeito: crônicas de biologia, conservação da natureza e seus heróis.** 3 ed. Curitiba: UFPR, 2011, 280p.

FOX, Charles W.; ROFF, Derek A.; FAIRBAIRN, Daphne J. (Eds.). **Evolutionary Ecology: concepts and case studies.** New York: Oxford University Press, 2001, 440p.

GHISELIN, Michael T. Will a Real Evolutionary Ecologist Please Stand Up? **Biology and Philosophy** 7: 355-359, 1992.

GINNOBILI, Santiago. La teoría de la selección natural darwiniana. **Theoria**, v. 25, n. 67, p. 37-58, 2010.

GOULD, Stephen Jay [1980]. **O polegar do panda: reflexões sobre história natural.** 2. ed. São Paulo: Martins Fontes, 2004, 298p.

GRANT, Peter. What does it mean to be a naturalist at the end of the twentieth century? **The American Naturalist**, v. 155, n. 1, p. 1-12, jan. 2000.

GUREVITCH, Jessica; SCHEINER, Samuel. M.; FOX, Gordon A. **Ecologia Vegetal.** Trad. Fernando Gertum Becker (*et al.*) 2. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009, 592p.

HAILA, Yrjö. Ecology Finding Evolution Finding Ecology. **Biology and Philosophy** 4: 235-244, 1989.

HARTL, Daniel L.; CLARK, Andrew G. **Princípios de Genética de Populações**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2010, 660p.

<http://www.darwinproject.ac.uk/entry-4038> Acesso em 05/02/2018.

HUXLEY, Thomas Henry. **Darwiniana**: “A origem das espécies” em debate. Rio de Janeiro: Madras, 2006, 256p.

JACOB, François. **A lógica da vida: uma história da hereditariedade**. 2. ed. Rio de Janeiro: Edições Graal, 1983, 328p.

KEYNES, Richard. **Aventuras e descobertas de Darwin a bordo do Beagle**. Rio de Janeiro: Jorge Zahar Editor, 2004, 392p.

LALAND, Kevin et al. Cause and effect in biology revisited: Is Mayr’s Proximate- Ultimate Dichotomy Still Useful? **Science**, v. 334, p. 1512-1516, 2011.

\_\_\_\_\_. More on how and why: cause and effect in biology revisited. **Biology & Philosophy**, v. 28, n. 5, p. 719–745, 2013.

LEWONTIN, Richard C. Building a science of population biology. Pp. 7-20, *in*: SINGH, Rama S.; UYENOYAMA, Marcy K. (Eds.). **The Evolution of Population Biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 492p.

MAYR, Ernst. Cause and effect in biology. **Science** 134: 1501-1506, 1961.

\_\_\_\_\_. Is Biology an autonomous sciences. Pp. 8-23, *in*: MAYR, Ernst. **Toward a new philosophy of biology, observations of an evolutionist**. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1988, 575p.

\_\_\_\_\_. Proximate and ultimate causations. **Biology and Philosophy** 8 (1):93-94, 1993.

\_\_\_\_\_. **Desenvolvimento do pensamento biológico: diversidade,**

**evolução e herança.** Trad. Ivo Martinazzo. Brasília, Distrito Federal: Editora Universidade de Brasília, 1998, 1107p.

\_\_\_\_\_. **Biologia ciência única.** São Paulo: Companhia das Letras, 2005, 272p.

\_\_\_\_\_. **Uma ampla discussão: Charles Darwin e a gênese do moderno pensamento evolucionário.** Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006, 195p.

\_\_\_\_\_. **Isto é biologia.** São Paulo: Companhia das Letras, 2008, 432p.

\_\_\_\_\_. **O que é a evolução?** [2001]. Trad. Ronaldo Sergio de Biasi e Sergio Coutinho de Biasi. Rio de Janeiro: Rocco, 2009, 344p.

MILLSTEIN, Roberta L. Exploring the Status of Population Genetics: The Role of Ecology. **Biological Theory**, 7: 346-357, 2013.

MORANGE, Michel. What will result from the interaction between functional and evolutionary biology? **Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences**, 42: 69-74, 2011.

NUNNEY, Leonard. Population structure. Pp. 70-83, *in*: FOX, Charles W.; ROFF, Derek A.; FAIRBAIRN, Daphne J. (Eds.). **Evolutionary Ecology: concepts and case studies.** New York: Oxford University Press, 2001, 440p.

ODUM, Eugene P.; BARRETT, Gary W. **Fundamentos de Ecologia.** 5 ed. São Paulo: Thomson Learning, 2007, 632p.

ORIAN, Gordon H. Natural Selection and Ecological Theory. **The American Naturalist**, 96 (890): 257-263, 1962.

PETRY, Ana. C. Charles Sutherland Elton: arcabouço teórico da Ecologia Animal. Pp. 103-124, *in*: PETRY, Ana. C.; PELICICE, Fernando. M.; BELLINI, Luzia. M. (Orgs.). **Ecólogos e suas histórias: um olhar sobre a construção das ideias ecológicas.** Maringá: Eduem, 2010, 262p.

PIGLIUCCI, Massimo. Ecology and Evolutionary Biology of *Arabidopsis*. **The Arabidopsis Book**, 1:1-22, 2002.

\_\_\_\_\_. An Extended Synthesis for Evolutionary Biology. **Annals of the New York Academy of Sciences**, 1168: 218–228, 2009.

RICKLEFS, Robert E. **A economia da natureza**. 6. ed. Porto Alegre: Guanabara Koogan, 2015, 546p.

RIDLEY, Mark. **Evolução**. Porto Alegre: Artmed, 2006, 752p.

ROSE, Michael; GARLAND, Theodore Jr. Darwin's other mistake. Pp. 3-14, *in*: GARLAND, Theodore Jr.; ROSE, Michael. (eds.).

**Experimental evolution: concepts, methods, and applications of selection experiments**. Berkeley: University of California Press, 2009.

RUSE, Michael. Charles Darwin's On the Origin of Species. **Topoi** 26, 159–165, 2007.

SERRELLI, Emanuele; TËMKIN, Ilya. Ecology and Evolution: Neither Separate nor Merged. Pp. 227-238, *in*: ELDREDGE, Niles; PIEVANI, Telmo; SERRELLI, E.manuele; TËMKIN, Ilya. (Eds.). **Evolutionary Theory: a hierarchical perspective**. Chicago; London: The University of Chicago Press, 2016, 384p.

SINGH, Rama S.; UYENOYAMA, Marcy K. (Eds.). **The Evolution of Population Biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 492p.

SOBER, Elliott. **The nature of selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus**. Chicago: University of Chicago Press, 1984, 400p.

\_\_\_\_\_. ¿Escribió Darwin el Origen al revés? **Teorema**, v. 28, n. 2, p. 45-69, 2009.

SOBER, Elliott; ORZACK, Steven Hecht. Common ancestry and natural selection. **British Journal for the Philosophy of Science**, 54, p. 423-437, 2003.

STAUFFER, Robert Clinton. Haeckel, Darwin and Ecology. **Quarterly Review of Biology** v. 32, n. 2, p. 138-144, jun. 1957.



TINBERGEN, Niko. [1963] On aims and methods of ethology. Pp. 1-24, *in*: BOLHUIS, Johan; VERHULST, Simon (eds.) **Tinbergen's legacy: Function and Mechanism in Behavioral Biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2009, 262p.

WEINER, Jonathan. **O bico do tentilhão: uma história da evolução do nosso tempo**. Trad. Talita M. Rodrigues. Rio de Janeiro: Rocco, 1995, 348p.

WILSON, Edward Osborne. **Naturalista**. Trad. Leonardo Fróes. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997, 372p.