

Textos selecionados de

Filosofia da Biologia II

L. H. Marques Segundo
(Organizador)

TEXTOS SELECIONADOS DE FILOSOFIA DA BIOLOGIA II

Série Investigação Filosófica

TEXTOS SELECIONADOS DE FILOSOFIA DA BIOLOGIA II

Luiz Helvécio Marques Segundo
(Organizador)



Pelotas, 2022

REITORIA

Reitora: Isabela Fernandes Andrade

Vice-Reitora: Ursula Rosa da Silva

Chefe de Gabinete: Aline Ribeiro Paliga

Pró-Reitor de Graduação: Maria de Fátima Cossio

Pró-Reitor de Pesquisa e Pós-Graduação: Flávio Fernando Demarco

Pró-Reitor de Extensão e Cultura: Eraldo dos Santos Pinheiro

Pró-Reitor de Planejamento e Desenvolvimento: Paulo Roberto Ferreira Júnior

Pró-Reitor Administrativo: Ricardo Hartlebem Peter

Pró-Reitor de Gestão de Informação e Comunicação: Julio Carlos Balzano de Mattos

Pró-Reitor de Assuntos Estudantis: Fabiane Tejada da Silveira

Pró-Reitor de Gestão Pessoas: Taís Ulrich Fonseca

CONSELHO EDITORIAL DA EDITORA DA UFPEL

Presidente do Conselho Editorial: Ana da Rosa Bandeira

Representantes das Ciências Agrônomicas: Victor Fernando Büttow Roll

Representantes da Área das Ciências Exatas e da Terra: Eder João Lenardão

Representantes da Área das Ciências Biológicas: Rosângela Ferreira Rodrigues

Representante da Área das Engenharias e Computação: Reginaldo da Nóbrega Tavares

Representantes da Área das Ciências da Saúde: Fernanda Capella Rugno

Representante da Área das Ciências Sociais Aplicadas: Daniel Lena Marchiori Neto

Representante da Área das Ciências Humanas: Charles Pereira Pennafort

Representantes da Área das Linguagens e Artes: Lúcia Bergamaschi Costa Weymar

EDITORIA DA UFPEL

Chefia: Ana da Rosa Bandeira (Editora-chefe)

Seção de Pré-produção: Isabel Cochrane (Administrativo)

Seção de Produção: Suelen Aires Boettge (Administrativo)

Anelise Heidrich (Revisão)

Ingrid Fabiola Gonçalves (Diagramação)

Seção de Pós-produção: Madelon Schimmelpfennig Lopes (Administrativo)

Morgana Riva (Assessoria)



CONSELHO EDITORIAL

Prof. Dr. João Hobuss (Editor-Chefe)
Prof. Dr. Juliano Santos do Carmo (Editor-Chefe)
Prof. Dr. Alexandre Meyer Luz (UFSC)
Prof. Dr. Rogério Saucedo (UFSM)
Prof. Dr. Renato Duarte Fonseca (UFSM)
Prof. Dr. Arturo Fatturi (UFFS)
Prof. Dr. Jonadas Techio (UFRGS)
Profa. Dra. Sofia Albornoz Stein (UNISINOS)
Prof. Dr. Alfredo Santiago Culleton (UNISINOS)
Prof. Dr. Roberto Hofmeister Pich (PUCRS)
Prof. Dr. Manoel Vasconcellos (UFPEL)
Prof. Dr. Marco Antônio Caron Ruffino (UNICAMP)
Prof. Dr. Evandro Barbosa (UFPEL)
Prof. Dr. Ramón del Castillo (UNED/Espanha)
Prof. Dr. Ricardo Navia (UDELAR/Uruguai)
Profa. Dra. Mónica Herrera Noguera (UDELAR/Uruguai)
Profa. Dra. Mirian Donat (UEL)
Prof. Dr. Giuseppe Lorini (UNICA/Itália)
Prof. Dr. Massimo Dell'Utri (UNISA/Itália)

COMISSÃO TÉCNICA (EDITORAÇÃO)

Prof. Dr. Juliano Santos do Carmo (Diagramador/Capista)

DIREÇÃO DO IFISP

Prof. Dr. João Hobuss

CHEFE DO DEPARTAMENTO DE FILOSOFIA

Prof. Dr. Juliano Santos do Carmo

Série Investigação Filosófica

A Série Investigação Filosófica, uma iniciativa do *Núcleo de Ensino e Pesquisa em Filosofia* do Departamento de Filosofia da UFPel e do *Grupo de Pesquisa Investigação Filosófica* do Departamento de Filosofia da UNIFAP, sob o selo editorial do NEPFil online e da Editora da Universidade Federal de Pelotas, tem por objetivo precípuo a publicação da tradução para a língua portuguesa de textos selecionados a partir de diversas plataformas internacionalmente reconhecidas, tal como a *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (<https://plato.stanford.edu/>), por exemplo. O objetivo geral da série é disponibilizar materiais bibliográficos relevantes tanto para a utilização enquanto material didático quanto para a própria investigação filosófica.

EDITORES DA SÉRIE

Rodrigo Reis Lastra Cid (IF/UNIFAP)

Juliano Santos do Carmo (NEPFIL/UFPEL)

COMISSÃO TÉCNICA

Marco Aurélio Scarpino Rodrigues (Revisor em Língua Portuguesa)

Rafaela Nobrega (Diagramadora/Capista)

ORGANIZADOR DO VOLUME

Luiz Helvécio Marques Segundo (UFSC)

TRADUTORES E REVISORES

Cássia Regina Vieira Araújo (UFOP)

Deborah Aragão Soares (UFMG)

Gabriela Guerra Leal de Souza (UFOP)

Perciliany Martins de Souza (UFOP)

CRÉDITO DA IMAGEM DE CAPA

HAECKEL, E. *Kunstformen der Natur*. Source: <https://pt.wikipedia.org/wiki>



GRUPO DE PESQUISA INVESTIGAÇÃO FILOSÓFICA (UNIFAP/CNPq)

O Grupo de Pesquisa Investigação Filosófica (DPG/CNPq) foi constituído por pesquisadores que se interessam pela investigação filosófica nas mais diversas áreas de interesse filosófico. O grupo foi fundado em 2010, como grupo independente, e se oficializou como grupo de pesquisa da Universidade Federal do Amapá em 2019.

MEMBROS PERMANENTES DO GRUPO

Aluizio de Araújo Couto Júnior
Bruno Aislã Gonçalves dos Santos
Cesar Augusto Mathias de Alencar
Daniel Schiochett
Daniela Moura Soares
Everton Miguel Puhl Maciel
Guilherme da Costa Assunção Cecílio
Kherian Galvão Cesar Gracher
Luiz Helvécio Marques Segundo
Paulo Roberto Moraes de Mendonça
Pedro Merlussi
Rafael César Pitt
Rafael Martins
Renata Ramos da Silva
Rodrigo Alexandre de Figueiredo
Rodrigo Reis Lastra Cid
Sagid Salles
Tiago Luís Teixeira de Oliveira

© **Série Investigação Filosófica, 2022.**

Universidade Federal de Pelotas
Departamento de Filosofia
Núcleo de Ensino e Pesquisa em Filosofia
Editora da Universidade Federal de Pelotas

Universidade Federal do Amapá
Departamento de Filosofia
Grupo de Pesquisa Investigação Filosófica

NEPFil online

Rua Alberto Rosa, 154 – CEP 96010-770 – Pelotas/RS

Os direitos autorais estão de acordo com a Política Editorial do NEPFil online. As revisões ortográficas e gramaticais foram realizadas pelos tradutores e revisores. A autorização para a tradução dos verbetes da *Stanford Encyclopedia of Philosophy* neste volume foi obtida pelo *Grupo de Pesquisa Investigação Filosófica*.

Primeira publicação em 2022 por NEPFil online e Editora da UFPel.

Dados Internacionais de Catalogação

N123 Textos selecionados de filosofia da biologia II.
[recurso eletrônico] Organizador: Luiz Helvécio Marques Segundo – Pelotas: NEPFIL
Online, 2022.

256p. - (Série Investigação Filosófica).

Modo de acesso: Internet
<wp.ufpel.edu.br/nepfil>
ISBN: 978-65-86440-93-5

1. Filosofia. 2. Biologia I. Segundo, Luiz Helvécio Marques.

COD 100



wp.ufpel.edu.br/nepfil

SUMÁRIO

Sobre a série investigação filosófica	12
Introdução	14
(I) Evolução	21
1. Definições de evolução	22
2. Os modos da evolução	24
3. Outros tópicos na filosofia da evolução	26
Referência bibliográfica	29
(II) Darwin: De <i>A Origem das Espécies</i> à <i>Descendência do Homem</i>	30
1. As origens da teoria de Darwin	31
1.1 Questões historiográficas	31
1.2 As primeiras reflexões de Darwin	34
2. Evolução darwiniana	36
2.1 O conceito de seleção natural	36
2.2 O argumento central de <i>A Origem</i>	40
3. A recepção de <i>A Origem</i>	52
3.1 A recepção popular da teoria de Darwin	52
3.2 A recepção profissional da teoria de Darwin	55
4. A evolução humana e <i>A Descendência do Homem</i>	60
4.1 A gênese de <i>A Descendência</i>	60
4.2 A recepção de <i>A Descendência</i>	60
4.3 A teoria ética de <i>A Descendência do Homem</i>	62
5. Sumário e conclusão	65
Referência bibliográfica	66
(III) Darwinismo	80
1. Introdução	81

2. Darwin e o darwinismo	82
2.1 A vida de Darwin	82
2.2 O darwinismo de Darwin	85
2.3 Problemas filosóficos com o darwinismo de Darwin	91
2.3.1 Probabilidade e acaso	91
2.3.2 A natureza, o poder e o escopo da seleção	91
2.3.3 Seleção, adaptação e teleologia	92
2.3.4 Nominalismo e essencialismo	92
2.3.5 O tempo e o modo da mudança evolutiva	95
3. Os cinco problemas filosóficos de hoje	96
3.1 Os papéis do acaso na teoria evolutiva	98
3.2 A natureza, o poder e o escopo da seleção	104
3.3 Seleção, adaptação e teleologia	110
3.4 As espécies e o conceito de "espécie"	113
Referência bibliográfica	116

(IV) Adaptacionismo	123
1. História	124
2. Diferentes nuances do adaptacionismo	126
2.1 Adaptacionismo Empírico	127
2.2 Adaptacionismo explicativo	129
2.3 Adaptacionismo metodológico	130
3. Testes e padrões de evidência	131
3.1 Testando o adaptacionismo	131
3.2 Testando as hipóteses adaptativas	134
3.3 Ancestral comum e adaptação	136
4. Modelos de otimalidade descrevem a evolução?	137
5. Serão as hipóteses de restrição alternativas genuínas às hipóteses adaptativas?	139
6. Observações finais	142
Referência bibliográfica	143

(V) Altruísmo Biológico	151
1. Altruísmo e níveis de seleção	153
2. Seleção de parentesco e aptidão inclusiva	155
2.1 Uma ilustração simples: o dilema do prisioneiro	159
3. Questões conceituais	162

3.1 Altruísmo, cooperação e mutualismo	162
3.2 Altruísmo forte e fraco	163
3.3 Consequências da aptidão a curto prazo versus longo prazo	166
4. Altruísmo recíproco	167
5. Mas será o altruísmo “real”?	170
Referência bibliográfica	173

(VI) Sociobiologia **178**

1. A sociobiologia equanto ecologia comportamental	181
2. A “sociobiologia pop”	188
3. A sociobiologia como ecológica comportamental humana	192
4. Críticas centrais à sociobiologia e à ecologia comportamental	198
4.1 Adaptacionismo	198
4.2 A herdabilidade de caracteres comportamentais	200
4.3 Foco comportamental vs. foco psicológico	202
5. Conclusão	205
Referência bibliográfica	207

(VII) Evolução Cultural **214**

1. O que é a evolução cultural?	215
2. Seleção natural e herança cultural	216
3. <i>Pedigree</i> histórico	220
4. <i>Memes</i>	224
5. Problemas com os <i>memes</i>	226
6. Evolução cultural sem <i>memes</i>	230
7. O papel explicativo das teorias evolutivas da cultura	232
8. Pensamento populacional	234
9. Atração cultural	236
10. Cultura cumulativa	238
11. Evolucionalidade	241
12. Filogênese cultural	244
13. O conceito de cultura na evolução cultural	246
Referência bibliográfica	248

Sobre o editor e tradutor **254**

Sobre os revisores **254**

SOBRE A SÉRIE INVESTIGAÇÃO FILOSÓFICA

A *Série Investigação Filosófica* é uma coleção de livros de traduções de verbetes da *Enciclopédia de Filosofia de Stanford* (*Stanford Encyclopedia of Philosophy*), que se intenciona a servir tanto como material didático, para os professores das diferentes subáreas e níveis da Filosofia, quanto como material de estudo, para a pesquisa e para concursos da área. Nós, professores, sabemos o quão difícil é encontrar bons materiais em português para indicarmos aos estudantes, e há uma certa deficiência na graduação brasileira de Filosofia, principalmente em localizações menos favorecidas, em relação ao conhecimento de outras línguas, como o inglês e o francês. Sendo assim, tentamos suprir essa deficiência, introduzindo essas traduções ao público de Língua Portuguesa, sem nenhuma finalidade comercial, meramente pela glória da Filosofia. Aproveitamos para agradecer a John Templeton Foundation por financiar a publicação de vários dos livros de nossa série, incluindo este, e eximila de quaisquer opiniões aqui contidas, as quais são de responsabilidade de seus devidos autores. [*This publication was made possible through a support of a grant from John Templeton Foundation. The opinions expressed in this publication are those of the authors and do not necessarily reflect the views of the John Templeton Foundation.*]

Essas traduções foram todas realizadas por filósofos ou por estudantes de filosofia supervisionados, além de, posteriormente, terem sido revisadas por especialistas nas respectivas áreas. Todas as traduções dos verbetes foram autorizadas pelo querido Prof. Dr. Edward Zalta, editor da *Enciclopédia de Filosofia de Stanford*, razão pela qual o agradecemos imensamente. Sua disposição em contribuir para a ciência brinda os países de Língua Portuguesa com um material filosófico de excelência, disponibilizado gratuitamente no site da Editora da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), assim, contribuindo para nosso maior princípio, a ideia de transmissão de conhecimento livre, além de, também, corroborar nossa intenção, a de promover o desenvolvimento da Filosofia em Língua Portuguesa e seu ensino no país. Aproveitamos o ensejo para agradecer, também, ao editor da UFPel, na figura do Prof. Dr. Juliano do Carmo, que apoiou nosso projeto desde o

início. Agradecemos, ainda, a todos os organizadores, tradutores e revisores, que participam de nosso projeto. Sem a dedicação voluntária desses colaboradores, nosso trabalho não teria sido possível. Esperamos, com o início desta Série, abrir as portas para o crescimento desse projeto de tradução e trabalharmos em conjunto pelo crescimento da Filosofia em Língua Portuguesa.

Prof. Dr. Rodrigo Reis Lastra Cid (IF/UNIFAP)
Prof. Dr. Juliano Santos do Carmo (NEFIL/UFPEL)
Editores da *Série Investigação Filosófica*

INTRODUÇÃO

Acredito que o grande obstáculo à aceitação [da teoria de Darwin] não reside em qualquer dificuldade científica, mas sim no conteúdo filosófico radical da mensagem de Darwin – no seu desafio a um conjunto de atitudes arraigadas no Ocidente que ainda não estamos preparados para abandonar.

Stephen Jay Gould, *Ever Since Darwin*.

É justo dizer que *A Origem das Espécies* (1859) tenha sido talvez um dos livros mais importantes publicados nos últimos dois séculos. Em primeiro lugar, porque é um dos pilares da biologia praticada atualmente, contrariando assim o veredito dado por Immanuel Kant, em 1790, de que jamais haveria “um Newton da folha de relva”. Embora não seja o caso de toda a pesquisa biológica feita atualmente ser devedora de *A Origem*, seria difícil não avaliá-la num enquadramento evolutivo mais amplo, seja para confirmar a teoria da seleção natural, refutá-la ou impor-lhe contornos mais precisos. Em segundo lugar, porque seu alcance rapidamente extrapolou o domínio estritamente biológico. A ideia de que a *seleção natural* é o principal mecanismo causal responsável pela esplendorosa diversidade no mundo teve impacto imediato em outras áreas. Na teologia, por exemplo, os criacionistas literais tiveram de lidar não só com uma explicação do mundo vivo que dispensava o apelo a causas sobrenaturais, como também com uma nova perspectiva sobre a relação entre as espécies existentes (agora vistas como ligadas por ancestrais comuns) e a escala de tempo necessária para a sua produção (não mais vista sob a ótica dos pouco mais que quatro mil “anos calculados” pelo bispo Ussher em 1650). Do ponto de vista cultural mais amplo, ajudou a retirar o homem do centro da criação, dando-lhe contornos animais cujas características físicas e mentais são nada mais do que o resultado de milhões de anos de evolução. Não que também não tenha influenciado negativamente a sociedade: defensores do dito darwinismo

social, por exemplo, usaram as ideias evolutivas de Darwin de maneira equivocada e distorcidas para justificar preconceitos de raça, classe, etnia, etc. Felizmente, o exame e discussão amplos dessas ideias (tanto no âmbito acadêmico quanto no mundo das letras), assim como as mudanças culturais mais amplas, garantiram que tais ideias ficassem apenas como parte de um passado já superado.

A história e a prática corrente da biologia – em especial a teoria evolutiva – suscitam várias questões de interesse filosófico – desde questões mais técnicas envolvendo a metodologia e a clarificação conceitual até questões de caráter mais amplo envolvendo as consequências das ciências biológicas para o mundo social e cultural. Os artigos coligidos neste volume, embora independentes uns dos outros, refletem mais ou menos os desdobramentos filosóficos das teses centrais de Darwin em *A Origem das Espécies* e, posteriormente, em *A Descendência do Homem*; seu desdobramento em uma tradição de pesquisa e, enfim, suas aplicações para além dos limites estritamente biológicos. Nesse sentido, as questões a serem tratadas aqui podem ser convenientemente rotuladas como questões da *filosofia da evolução*.

No que se segue farei uma breve apresentação de cada um dos tópicos a serem tratados neste volume.

Em *Evolução* (de Roberta L. Millstein), um curto artigo, temos uma pequena, embora esquemática, apresentação do conceito de evolução nas ciências biológicas. A ideia de “descendência com modificação”, como Darwin chamava, é apresentada em termos da genética de populações como “mudança na frequência de alelos de uma geração a outra” e expandida de modo a abranger a mudança macroevolutiva, a mudança molecular e o papel do desenvolvimento. Além disso, enfatiza a existência de outros mecanismos evolutivos além da seleção natural, como a deriva genética, a mutação e a migração. Nesse sentido, o estudo da evolução envolve, sobretudo, a construção de modelos matemáticos sobre os vários “modos de evolução”. O artigo funciona principalmente como um conjunto de entradas para vários tópicos relacionados à filosofia da evolução e à filosofia da biologia em geral. Alguns desses verbetes estão incluídos no presente volume; vários outros ou foram publicados em outros volumes da *Série IF* ou ainda serão publicados.

O segundo artigo, *Darwin: de A Origem das Espécies à Descendência do Homem* (de Phillip Sloan), trata das primeiras formulações do grande argumento que veio a lume em *A Origem* até a aplicação de suas ideias evolutivas aos seres

humanos. É de grande valia àqueles que procuram referências ao estudo acadêmico das ideias de Darwin. Somos apresentados às influências científicas e filosóficas do jovem Darwin, às suas principais preocupações intelectuais no período em que desenvolvia sua teoria e à sua recepção depois da publicação de *A Origem*. Embora não tenha estendido aos seres humanos as conclusões a que chegará em *A Origem*, Darwin acabou por fazê-lo mais tarde, em 1871, em *A Descendência do Homem*. A ideia de que os *sapiens* são apenas mais uma espécie de primatas e compartilham parte de sua história evolutiva com outros macacos, mamíferos, etc. foi sem dúvida desconcertante. Estudar a mente e o comportamento humano do ponto de vista evolutivo ainda hoje é um grande desafio.

O próximo artigo, Darwinismo (de James Lennox), trata de uma abordagem singular à evolução cuja formulação central encontra-se em *A Origem* e, em algum sentido, foi conservada entre aqueles que hoje se dizem “neo-darwinistas”. O darwinismo de Darwin, por assim dizer, é caracterizado através de cinco aspectos centrais: (i) o acaso desempenha um papel na produção das variações entre os indivíduos de uma população; (ii) a *seleção natural* atua sobre os organismos eliminando aquelas variações que não conferem um alto valor adaptativo aos organismos; (iii) as *adaptações* produzidas não visam qualquer finalidade determinada por uma inteligência prévia ou qualquer finalidade última da natureza; (iv) o acúmulo de modificações numa população pode ser tal que leva ao surgimento uma nova espécie, o que implica a *não-fixidez* das espécies e, por conseguinte, o abandono da essencialismo; e (v) a geração de novas espécies depende do acúmulo de alterações que ocorrem durante um *longo período de tempo*. Darwin enfrentou resistência de vários contemporâneos em cada um desses aspectos. O mesmo pode ser dito dos adeptos contemporâneos do darwinismo.

O nosso próximo tópico é o *Adaptacionismo* (artigo de Steven Hecht Ozark e Patrick Forber), a ideia de que a seleção natural é o principal fator nas explicações evolutivas. Uma versão forte diz que *as características fenotípicas numa população são explicadas em sua maioria por modelos nos quais apenas a seleção natural é levada em conta (e fatores não seletivos são ignorados)*. Como tal, o adaptacionismo não é exatamente uma hipótese alvo de teste por parte dos biólogos; antes, é melhor caracterizado como um programa de pesquisa na biologia evolutiva: ele conduz o modo como a pesquisa é feita. Num artigo seminal, “The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme” (1979), Stephen Jay Gould e Richard Lewontin teceram uma crítica influente ao adaptacionismo:

a suposição de que a grande maioria das características fenotípicas de um organismo é produto da seleção natural (*i.e.*, são adaptações) é pura e simplesmente falsa. Há vários caracteres cujo surgimento não se deve à sua vantagem adaptativa, sendo apenas subprodutos evolutivos (ou enjuntas¹), como por exemplo, o queixo humano. Além do mais, o comprometimento com o adaptacionismo leva os biólogos evolutivos a inventar um sem fim de estórias da carochinha completamente intestáveis apenas garantir que haja uma explicação via seleção natural para a maioria dos caracteres.

Essa crítica, contudo, não encerra a questão. Os filósofos da biologia estão interessados em compreender qual é exatamente o alcance do adaptacionismo, suas possíveis variações, etc. Em que medida é possível desenvolver um adaptacionismo pós-Sprandes? Como testar o adaptacionismo? Serão os modelos adaptacionistas de explicação superiores aos modelos pluralistas?

O próximo artigo trata do *Altruísmo Biológico* (em artigo de Samir Okasha). Dizemos que um organismo se comporta de maneira altruísta se o resultado do seu comportamento tende a beneficiar (em termos de aptidão) outros organismos ao custo de ser pouco vantajoso a si próprio. Em outras palavras, um altruísta tende aparentemente a aumentar a aptidão – a capacidade de sobreviver até a idade reprodutiva e espalhar seus genes – dos membros de seu grupo ao mesmo em tempo em que diminui a sua. Por exemplo, quando um macaco vervet dá um sinal para o grupo avisando da presença de um predador, aumentando assim a chance de sobrevivência dos outros membros do grupo, ele está chamando a atenção do predador para si e, conseqüentemente, aumentando suas chances de ser predado. O altruísmo é um interessante *puzzle* evolutivo: se a seleção natural é um mecanismo que atua principalmente na eliminação de caracteres com baixo valor adaptativo, por que, afina de contas, o comportamento altruísta é comum na natureza?

Inicialmente o altruísmo foi usado como evidência a favor da hipótese de que a seleção natural atua no nível do grupo, e não apenas no nível do indivíduo. Hoje, contudo, a seleção de grupo, desacredita pelos biólogos, deu lugar à seleção de parentesco. A ideia é que o comportamento altruísta é mais provável de acontecer

¹ Enjunta [*spandrel*], também chamada de tímpano, é uma estrutura arquitetônica triangular que surge entre dois arcos ou entre um arco e o retângulo que o circunscreve. Embora uma enjunta pareça ter sido projetada, ela é na verdade um subproduto. Após o artigo de Gould e Lewontin, convencionou-se chamar “enjunta” um traço fenotípico surgido como subproduto de outros traços.

entre indivíduos com um grau relativamente alto de parentesco. Isso é compatível com a ideia de que são os genes as unidades básicas de seleção, uma vez que a probabilidade de um gene ser representado na próxima geração será relativamente alta se um indivíduo altruísta se arriscar para o bem de outros indivíduos com o mesmo gene.

Embora não haja disputa entre os biólogos sobre existência de altruísmo na natureza, há um conjunto de questões conceituais importantes que merecem atenção. A clarificação dessas questões ajuda tanto no trabalho de mostrar de que modo o altruísmo é consistente com os princípios darwinianos quanto na teorização mais ampla sobre o altruísmo.

Nosso próximo tópico é a *Sociobiologia* (em artigo de Catherine Driscoll). Em termos amplos, a sociobiologia é o estudo do comportamento social nos animais do ponto de vista da biologia evolutiva. Nesse sentido ela poderia também ser chamada de “ecologia comportamental” e seu objeto de estudo e métodos de investigação seriam muito próximos aos da etologia. Abra qualquer manual sobre comportamento animal e você encontrará tópicos como o comportamento social em colônias de insetos; comportamento parasitário como o do godelo (também conhecido como chupim), que bota seus ovos no ninho do tico-tico; cuidado parental e adoção, e assim por diante. Os sociobiólogos procuram explicar esse tipo de comportamento animal não só em termos proximais – *i.e.*, dos mecanismos fisiológicos que causam esses comportamentos – mas também, e talvez mais importante, em termos distais – *i.e.*, dos mecanismos evolutivos que explicam a razão de ser desses comportamentos.

O problema surge, porém, quando a questão é a sociobiologia humana. Muitos filósofos, biólogos e cientistas sociais são céticos quanto à tentativa de entender o comportamento social humano em termos evolutivos. Alguns críticos radicais acusaram a sociobiologia de ser uma prática política e moralmente enviesada, cujo foco é apenas a tentativa de justificar os preconceitos das classes dominantes e a desigualdade social. Outros a acusaram de estar comprometida com o determinismo genético e de ignorar o papel do aprendizado e da cultura. Parte dessa controvérsia ficou conhecida como “a guerra da sociobiologia”.

Há, porém, questões filosóficas e metodológicas mais interessantes sobre a sociobiologia. Por exemplo, até que ponto um comprometimento forte com o adaptacionismo pode comprometer as explicações da sociobiologia? Ainda que vários comportamentos animais pré-programados sejam de fato herdáveis, de que modo comportamentos plásticos como o comportamento humano são herdáveis? Uma vez que o comportamento é causado de maneira relevante por mecanismos psicológicos, qual é exatamente o alvo das explicações sociobiológicas, o comportamento ou a psicologia (ou a neurologia)?

Por fim, a *Evolução Cultural* (Tim Lewens). Considere a seguinte história. Os paleoantropólogos nos contam que o cérebro humano triplicou de tamanho nos últimos 1,5 milhão de anos. Isso só foi possível porque nossos ancestrais inventaram a fantástica arte de cozinhar os alimentos! A quantidade de calorias necessárias para manter um corpo do tamanho do nosso (com um cérebro grande) nunca seria atingida se nos limitássemos a consumir alimentos crus; ainda que forrageássemos o dia todo não conseguiríamos. A evolução do cérebro humano, portanto, dependeu da capacidade dos nossos ancestrais de inventar ferramentas e técnicas de cozimento e também de capacidade de transmitir esse conhecimento. Em suma: a evolução do cérebro humano dependeu não apenas dos fatores genéticos relacionados à construção de um cérebro, mas também das práticas culturais que permitiram um ambiente adequado para o fornecimento de calorias.

A evolução do cérebro pode ser abordada através de um modelo evolutivo padrão. Por exemplo, se consideramos o aumento do cérebro (ou, mais precisamente, o surgimento de novas estruturas funcionais) como uma adaptação, é possível construir um modelo que estime o valor adaptativo dos comportamentos gerados pelas novas estruturas. A suposição básica desse tipo de modelo é que aqueles caracteres numa população que conferem um alto valor adaptativo aos organismos tendem a ser mantidos na próxima geração.

Ora, no exemplo acima a cultura desempenhou um papel crucial na evolução biológica. Faz pleno sentido dizer que aqueles indivíduos que copiaram (ou aprenderam de outros) a prática do cozimento de alimentos tiveram sua aptidão aumentada. Ademais, a cultura pode ser replicada e transmitida (não geneticamente, é claro!) de uma geração a outra. Isso não seria suficiente para que a evolução da cultura fosse estudada via algum tipo de modelo biológico de evolução? Se sim, que tipo de modelo deveria ser construído (ou adaptado)? Esse estudo seria capaz de ajudar na resposta de questões importantes estudadas pelas ciências sociais? O estudo evolutivo da cultura nos permitiria construir algo como uma árvore filogenética para a cultura?

Este volume foi organizado com a intenção apresentar ao estudante brasileiro (e também a outros estudantes lusófonos) algumas questões clássicas da história e filosofia da biologia. Pretende-se, ademais, que o estudante perceba certa continuidade entre as questões empíricas que caracterizam as ciências naturais

e as questões conceituais características da filosofia. Teorizar sobre os aspectos mais gerais da realidade é invariavelmente uma via de mão dupla, que exige contribuições tanto das ciências quanto da filosofia; e muitas vezes essa via se parece muito mais com o trânsito de Bangalore, na Índia, do que com uma *autobahn* alemã (eu sei, essa é de mão única!).

Gostaria de agradecer imensamente a contribuição do Laboratório de Psicofisiologia da Universidade Federal de Ouro Preto (LaP/UFOP) pela revisão técnica dos textos; ao apoio da Dissertatio Filosofia/Editora UFPel, do Grupo Investigação Filosófica e da John Templeton Foundation.

Boa leitura!

L. H. Marques Segundo
Ouro Preto, fevereiro de 2022.

Evolução*

Autoria: Roberta L. Millstein
Tradução: L. H. Marques Segundo
Revisão: Deborah Aragão Soares

Evolução, no sentido em que contemporaneamente se usa na biologia, refere-se às mudanças nas proporções de tipos biológicos numa população ao longo do tempo (para sentidos anteriores, veja os verbetes sobre **o pensamento evolutivo anterior a Darwin**² e **Darwin: de *A Origem das Espécies* à *Descendência do Homem***³). Dado que a evolução é um tópico demasiado amplo para ser tratado detalhadamente num único verbete, o objetivo primário deste verbete é servir como panorama para a discussão contemporânea sobre a evolução, fazendo conexões com outros verbetes onde discussões mais aprofundadas poderão ser encontradas.

*MILLSTEIN, R. Evolution. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Winter Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2021. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/win2021/entries/evolution/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

The following is the translation of the entry on Biological Altruism by Roberta Millstein, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/win2021/entries/evolution/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/evolution/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

² N.T.: <https://plato.stanford.edu/entries/evolution-before-darwin/>.

³ N.T.: Publicado neste volume.

O verbete começa com um breve levantamento das definições de evolução, seguido por uma discussão acerca dos diferentes modos de evolução e questões filosóficas correlatas; encerra com um sumário de outros tópicos na filosofia da evolução com ênfase particular em tópicos da SEP⁴.

1 Definições de evolução

A definição de evolução oferecida já no início deste verbete é bastante geral; há na bibliografia definições mais específicas, algumas das quais não se adequam a essa caracterização geral. Eis uma amostra.

Embora a obra de Charles Darwin (*vide* verbete sobre **darwinismo**⁵) seja comumente o ponto de partida para a compreensão contemporânea da evolução, vale notar que na primeira edição de *On the Origins of Species* [*A Origem das Espécies*] ele não usou o termo “evolução”, mas sim a expressão “descendência com modificação”. Na primeira metade do século XX a “síntese moderna” deu início à genética de populações⁶, que forneceu uma matematização à teoria evolutiva darwiniana à luz da genética mendeliana (veja também o verbete sobre genética ecológica⁷). Com isso veio a noção prevalecente – provavelmente a mais prevalecente – da evolução como “qualquer mudança na frequência de alelos numa população de uma geração à seguinte”. Note, porém, que essa definição se refere à evolução apenas num contexto microevolutivo, de modo que não cobre a emergência de novas espécies (e de suas novas características), embora ela supostamente esteja por trás de tais mudanças macroevolutivas (veja o verbete sobre filosofia da macroevolução⁸).

Em seu popular manual, Douglas Futuyma oferece uma definição mais abrangente:

⁴ N.T.: Alguns desses tópicos estão no presente volume. Outros aparecerão em volumes posteriores a serem publicados pela *Série Investigação Filosófica*.

⁵ N.T.: Publicado neste volume.

⁶ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/population-genetics/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

⁷ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/ecological-genetics/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

⁸ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/macroevolution/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

[a evolução biológica] é a mudança nas propriedades dos grupos de organismos ao longo de gerações [...] ela abarca desde pequenas mudanças nas proporções de diferentes formas de um gene numa população até as alterações que levaram dos primeiros organismos aos dinossauros, abelhas, carvalhos e humanos. (2005, p. 5)

Note que a definição de Futuyma, ao contrário da definição da genética de populações, não se limita a mudanças nos **alelos**; a definição de John Endler é similar nesse aspecto:

A evolução pode ser definida como qualquer mudança direcional líquida ou qualquer mudança cumulativa nas características dos organismos ou das populações ao longo de muitas gerações – em outras palavras, descendência com modificação [...] Ela explicitamente inclui tanto a origem quanto a dispersão de alelos, variantes, valores de características ou de estados de caracteres. (ENDLER, 1986, p. 5)

Mas essa definição ainda não é abrangente o suficiente; a evolução molecular foca nas mudanças moleculares que ocorrem no interior de macromoléculas como o DNA e o RNA.

De modo diferente, Leigh van Valen caracterizou a evolução como “o controle do desenvolvimento pela ecologia” (1973, p. 488); isso antecipa aqueles que enfatizaram a importância do desenvolvimento na evolução, incluindo os proponentes da “evo-devo” (*vide* verbete sobre **evolução e desenvolvimento**⁹). Hoje em dia, alguns pensam ser necessária uma “síntese evolutiva estendida” à luz da biologia do desenvolvimento e de outras descobertas recentes na biologia evolutiva.

Embora este verbete tenha como foco a evolução biológica, filósofos e biólogos têm tentando também estender ideias evolutivas ao reino cultural. A tentativa de conceber uma maneira de estender a definição de evolução a esse reino é parte

⁹ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/evolution-development/>. Acesso em 20 jan. 2022.

do estudo da evolução cultural¹⁰.

A despeito da diversidade de definições, tem havido pouca análise filosófica do próprio termo “evolução”. Essa escassez contrasta nitidamente com a bibliografia volumosa na filosofia da evolução; de fato, a filosofia da biologia¹¹ por muito tempo se concentrou quase que inteiramente na evolução. Felizmente isso já não é mais assim, tendo os filósofos voltado sua atenção a questões sobre genética¹², biologia celular¹³, biologia molecular¹⁴, ecologia¹⁵, biologia do desenvolvimento¹⁶, microbiologia¹⁷, dentre outras. Ainda que, como dissera Theodosius Dobzhansky, “nada na biologia faz sentido a não ser à luz da evolução” (1973, p. 125), há muita biologia que não é biologia evolutiva. A filosofia da evolução, não obstante, continua ainda uma área crescente e vibrante na filosofia da biologia.

2 Os modos da evolução

É essencial entender que os biólogos reconhecem muitas formas pelas quais a evolução pode ocorrer, sendo a seleção natural¹⁸ apenas uma delas; muito embora ela seja com frequência considerada a principal. A evolução pode ocorrer também através da deriva genética, da mutação ou da migração. Pode também ocorrer através da seleção sexual, a qual alguns consideram ser uma forma de seleção natural e outros uma forma distinta da seleção natural (como Darwin pensava que era em seus trabalhos de 1859 e 1874). A teoria evolutiva, assim, pode ser considerada o estudo (incluindo a construção de modelos matemáticos, embora não se limitando a eles) desses e de outros modos de evolução.

¹⁰ N.T.: Veja o artigo publicado neste volume.

¹¹ N.T.: *Vide Textos Seleccionados de Filosofia da Biologia I*.

¹² N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/genetics/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

¹³ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/cell-biology/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

¹⁴ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/molecular-biology/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

¹⁵ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/ecology/>.

¹⁶ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/biology-developmental/>.

¹⁷ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/microbiology/>.

¹⁸ N.T.: *Vide Textos Seleccionados de Filosofia da Biologia I*.

A fim de ver por que faz sentido pensar sobre múltiplos modos de evolução, considere novamente uma das definições de evolução apresentadas acima, em que a evolução é entendida como “qualquer mudança na frequência de alelos numa população de uma geração à seguinte”. Com a seleção natural, a frequência de alelos que conferem maior aptidão¹⁹ tenderia a aumentar em relação àqueles que conferem menor aptidão. A seleção sexual faria o mesmo, mas com a aptidão sendo entendida estritamente em termos da habilidade de acasalamento. Com a deriva genética – uma forma de evolução envolvendo o acaso (*vide* verbete sobre **deriva genética**²⁰ para uma explicação) – poderia haver aumento na frequência de alelos que conferem maior aptidão, um aumento na frequência de alelos que conferem menor aptidão ou um aumento na frequência de alelos cuja manifestação (caso haja) fosse neutra. Se os organismos migram de uma população a outra, é provável a ocorrência de uma mudança na frequência de alelos em ambas as populações. E se há uma mutação de um alelo a outro, então a frequência de alelos na população irá do mesmo modo mudar, ainda que em pequena proporção. Distinguir esses modos diferentes de evolução permite aos biólogos rastrear os vários fatores relevantes para as mudanças evolutivas numa população.

O leitor cuidadoso pode ter notado no parágrafo anterior o uso da linguagem probabilística: aquilo que **tende** a ocorrer, aquilo que **poderia** ocorrer, aquilo que é provável de ocorrer. Na verdade, os modelos evolutivos matemáticos de hoje em dia (*vide* verbete sobre **genética de populações**) são tipicamente modelos estatísticos. Esse fato sobre os modelos evolutivos tem acendido um debate na filosofia da evolução sobre se a seleção natural e a deriva genética deveriam ser entendidas como causas da evolução, como fazem muitos biólogos, ou como meros sumários estatísticos de causas de nível mais baixo: nascimentos, mortes, etc. (Os verbetes sobre **seleção natural** e **a deriva genética** oferecem mais informação sobre esse debate). É por isso que neste verbete uso a expressão mais neutra “modos de evolução” a fim de não pressupor qualquer lado da disputa entre causalistas e estatísticos.

¹⁹ N.T.: *Fitness*, no inglês. O uso do termo “aptidão” já se tornou canônico no Brasil. Mas é também comum encontrarmos “ajustamento”, “valor adaptativo”, “sucesso adaptativo” ou mesmo “adaptação”.

²⁰ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/genetic-drift/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

Embora haja amplo acordo sobre a existência de múltiplos modos de evolução, grande parte do trabalho contemporâneo na biologia e na filosofia da biologia tem se focado na seleção natural. Se esse foco é bom ou não é algo que em parte se discute no debate acerca do adaptacionismo²¹. Isto é, temos alguma razão para pensar que a seleção natural é o modo de evolução mais predominante ou mais importante? As metodologias científicas deveriam ser voltadas para a testagem de hipóteses de seleção natural ou para uma variedade de modos evolutivos possíveis? O foco na seleção natural tem também produzido uma ampla bibliografia sobre o conceito de aptidão²², dado que as definições providas da genética de populações e de outras áreas recorrem tipicamente à aptidão; uma explicação por seleção natural de por que X foi mais bem sucedido que Y poderia apelar para a maior aptidão de X. Qual o significado de aptidão? A quais entidades ela se aplica (genes, organismos, grupos, indivíduos, tipos)? Quais os tipos de probabilidade (se algum) a que ela recorre e como deveria ser calculada? Essas são questões que estão sob disputa filosófica. Há também uma ampla bibliografia sobre a distinção conceitual e empírica entre seleção natural e deriva genética. A migração, a mutação (enquanto modo de evolução) e a seleção sexual têm recebido menos atenção dos filósofos da biologia.

3 Outros tópicos na filosofia da evolução

Alguns trabalhos na filosofia da evolução lidam com questões controversas. Há, é claro, o debate acerca do criacionismo²³. A vasta maioria dos filósofos concorda que o criacionismo tem **significativamente** menos evidência a seu favor quando comparado com a abundante evidência a favor da evolução. Eles também concordam que o criacionismo não deveria ser ensinado publicamente nas aulas de ciências, muito embora às vezes discordem sobre os motivos. Por exemplo, não se deve ensinar o criacionismo por que ele não cumpre algum critério científico? Se sim, quais critérios? Ou não se deve ensiná-lo por que ele carece de evidência? Ou será

²¹ N.T.: Publicado neste volume.

²² N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/fitness/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

²³ Vide *Textos Seleccionados de Filosofia da Biologia I*.

por causa de sua base religiosa? Os debates sobre a sociobiologia²⁴ e a psicologia evolutiva – áreas que procuram explicar o comportamento e a psicologia humana como características moldadas pela evolução – têm igualmente suscitado controvérsia sobre seu status científico. Os seus proponentes também têm sido acusados de empregar um adaptacionismo excessivo e acrítico, além de sofrer de vieses sexistas e outros vieses problemáticos (sobre isso veja o verbete sobre filosofia feminista da biologia²⁵).

Outro conjunto de tópicos na filosofia da evolução diz respeito à hereditariedade e herdabilidade. Embora não tenha sido explicitamente enfatizada nas definições de evolução dadas anteriormente, a evolução geralmente diz respeito às mudanças **herdáveis**, isto é, características que podem ser passadas de uma geração a outra. Tem havido, contudo, alguma discussão sobre quais entidades podem ser apropriadamente consideradas herdáveis. É incontroverso que os genes são, mas muitos os veem como bastante limitados, pois consideram como igualmente herdáveis fenômenos como a aprendizagem e a transmissão cultural, herança epigenética e herança ecológica. O termo “herdabilidade” pode causar confusão, pois é um termo técnico na teoria evolutiva e a sua compreensão e implicações não são triviais. Classicamente a hereditariedade tem sido pensada em termos da distinção genótipo/fenótipo²⁶, sendo os genótipos vistos como herdáveis e os fenótipos não herdáveis. Mas aceitar essa distinção parece implicar a aceitação da distinção entre características inatas e adquiridas²⁷, distinção essa já atacada ou, no mínimo, vista como bem mais complicada do que parece à primeira vista. A hereditariedade também suscita questões sobre a informação biológica²⁸ – os genótipos repassam **informação** (se é que o fazem), e em que sentido?

De modo relacionado, para que a hereditariedade seja parte da evolução, tem de haver replicação²⁹ de entidades, ou pelos menos reprodução (sendo a primeira um caso especial da última envolvendo cópia). No intento de permitir uma

²⁴ N.T.: Publicado neste volume.

²⁵ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/feminist-philosophy-biology/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

²⁶ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/genotype-phenotype/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

²⁷ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/innate-acquired/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

²⁸ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/information-biological/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

²⁹ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/replication/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

teoria da evolução mais geral, muitos autores falam de replicadores (ou reprodutores) e veículos (ou interagentes) em vez dos termos específicos mais limitados “genes” e “organismos”. Munidos desses termos podemos facilmente começar a discutir (como muitos) questões sobre as unidades e níveis de seleção³⁰: a seleção ocorre no nível do gene, do organismo, do grupo ou de todos eles? Essas unidades de seleção (replicadores/reprodutores ou veículos/interadores) são geralmente consideradas indivíduos biológicos (veja o verbete sobre a noção biológica de indivíduo³¹) como uma condição necessária para serem unidades de seleção.

De modo interessante, a individualidade biológica tem ainda desempenhado um amplo papel nos debates acerca da natureza das espécies³². Isto é, muitos filósofos da biologia sustentam que as espécies são adequadamente entendidas como indivíduos. As espécies, frequentemente referidas como as “unidades da evolução” – grupos de organismos que evoluem de modo unificado –, raramente são vistas como as unidades de *seleção*, contudo. Na terminologia de Elisabeth Lloyd (veja o verbete sobre as unidades e os níveis de seleção³³), isso é assim presumivelmente porque as espécies raramente são vistas como replicadores/reprodutores ou veículos/interadores; em vez disso, são vistas comumente como as beneficiárias da evolução por seleção natural. Além da tentativa de decidir se as espécies são indivíduos e quais os tipos de unidades de evolução poderiam ser (se algum), há décadas de artigos que tentam caracterizar o conceito de espécie, seja em termos de intercruzamento, filogenia, morfologia, ecologia ou algum outro conjunto de características. Há ali, como em muitas outras áreas da filosofia da biologia, argumentos a favor de uma abordagem pluralista.

Uma outra área de discussão é a teoria dos jogos evolutiva³⁴ – uma aplicação da teoria matemática dos jogos a contextos biológicos e a outros contextos evolutivos. Ela tem sido uma fonte de supostas explicações do comportamento humano e outros; a psicologia evolutiva, mencionada acima, é uma área que frequentemente faz uso de uma abordagem da teoria dos jogos. Dentre os comportamentos mais desafiadores que a teoria dos jogos evolutiva tem tentado explicar está o altruísmo³⁵. Em relação

³⁰ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/selection-units/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

³¹ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/biology-individual/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

³² N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/species/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

³³ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/selection-units/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

³⁴ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/game-evolutionary/>. Acesso em: 20 jan. 2022.

³⁵ N.T.: Publicado neste volume.

ao altruísmo, encontramos novamente questões sobre o nível no qual a seleção opera (organismos ou grupos) devido a questões sobre quais entidades a seleção está a beneficiar ou a prejudicar.

Referência bibliográfica

- DARWIN, C. R. **The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. First edition. London: John Murray, 1859. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F373&viewtype=side&pageseq=1>. Acesso em: 12 fev. 2022.
- DARWIN, C. R. **The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex**. Second edition. London: John Murray, 1874. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?pageseq=1&itemID=F944&viewtype=side>. Acesso em: 12 fev. 2022.
- DOBZHANSKY, T. Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution. **American Biology Teacher**, v. 35, n. 3, p. 125–129, 1973. doi:10.2307/4444260.
- FUTUYMA, D. J. **Evolution**. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2005.
- ENDLER, J. **Natural Selection in the Wild**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1986.
- VAN VALEN, L. Book Review: Festschrift for George Gaylord Simpson. **Science**, v. 180, n. 4085, p. 488, 1973. doi:10.1126/science.180.4085.486

Darwin: de *A Origem das Espécies* à *Descendência do Homem**

Autoria: Phillip Sloan
Tradução: L. H. Marques Segundo
Revisão: Cássia R. Araújo

Este verbete visa oferecer uma recapitulação histórica da origem e do desenvolvimento da teoria da evolução por seleção natural de Darwin a partir de sua fase inicial na “revolução darwiniana” até a publicação de *Descent of Man* [*A Descendência do Homem*], em 1871. O desenvolvimento das ideias evolucionistas anteriores ao trabalho de Darwin foi tratado separadamente no verbete sobre o pensamento evolucionista anterior a Darwin³⁶. Vários aspectos adicionais da teoria

*SLOAN, P. Darwin: From Origins of Species to Descent of Man. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Summer Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2019. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/sum2019/entries/origin-descent/>. Acesso em: 20 fev. 2022.

The following is the translation of the entry on Darwin: From Origins of Species to Descent of Man by Phillip Sloan, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/sum2019/entries/origin-descent/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/origin-descent/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

³⁶N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/sum2019/entries/evolution-before-darwin/>. Acesso em: 20 fev. 2022.

da evolução de Darwin e de seu desenvolvimento biográfico são tratados em outros verbetes da SEP (*vide* verbetes sobre o **darwinismo**³⁷; **espécie**³⁸; **seleção natural**³⁹; **criacionismo**⁴⁰). O restante deste verbete dará atenção aos aspectos da teoria de Darwin não tratados nesses outros verbetes. Manter-se-á, além disso, uma abordagem histórica e textual. Outros verbetes da SEP citados neste artigo deveriam ser consultados para alguma discussão além dos pontos tratados aqui.

1 As origens da teoria da Darwin

1.1 Questões historiográficas

A versão do transformismo de Charles Darwin tem sido foco de grande pesquisa histórica e filosófica sem paralelos em qualquer outra área da história da ciência. Isso inclui o fluxo contínuo de monografias e coletâneas de artigos acerca de aspectos da teoria da Darwin (RICHARD; RUSE, 2016; RUSE, 2013a, 2009a, 2009b, 2008; RUSE; RICHARDS, 2008; HODGE; RADICK, 2003 [2009]; HÖSLE; ILLIES [eds.], 2005; GANYON, 1998; BOWLER, 1996; DEPEW; WEBER, 1995; KOHN, 1985a). A produção contínua de estudos biográficos populares e profissionais sobre Darwin fornecem ainda novos *insights* (RUSE *et al.* 2013a; JOHNSON, 2012; DESMOND; MOORE, 1991, 2009; BROWNE, 1995, 2002; BOWLBY, 1990; BOWLER, 1990). Além do mais, grandes projetos sobre os manuscritos e a correspondência de Darwin, agora completos até 1878, continuam a revelar detalhes e novos *insights* sobre as questões que circundavam o pensamento do próprio Darwin (KEYNES [ed.] 2000; BURKHARDT *et al.* [eds.], 1985; DARWIN, 1836-1844 [1987]). O website *The Cambridge Darwin Online*⁴¹ serve como centro internacional à pesquisa darwiniana mundial.

³⁷ N.T.: Publicado neste volume.

³⁸ N.T.: *Vide Textos Seleccionados de Filosofia da Biologia I.*

³⁹ N.T.: *Ibdem.*

⁴⁰ N.T.: *Ibdem.*

⁴¹ N.T.: *Vide Recursos Online.*

Uma longa tradição de pesquisa tem interpretado a origem da teoria de Darwin a partir de um enquadramento definido pela endêmica história natural britânica, por uma tradição britânica de teologia natural definida particularmente por William Paley (1743-1805), pelos preceitos metodológicos de John Herschel (1792-1871) e pelas teorias geológicas de Charles Lyell (1797-1875). A sua conversão às teorias geológicas de Charles Lyell e às teses de Lyell da mudança gradual ao longo do tempo durante a viagem do *HMS Beagle* (dezembro 1831 - outubro 1836) têm sido vistas como fundamentais à sua formação (NORMAN, 2013; HERBERT, 2005; HODGE, 1983a). Em complemento a essa historiografia anglófona, há as análises socioconstrutivistas que enfatizam as origens das teorias de Darwin na economia política britânica (YOUNG, 1985: cap. 2, 4 e 5). Tem-se argumentado recentemente que uma fonte primária das reflexões de Darwin foi seu envolvimento com o movimento antiescravagista britânico, uma preocupação surgida devido a sua repulsa contra a escravidão desenvolvida nos anos em que passou no *Beagle* (DESMOND; MOORE, 2009).

Certa historiografia revisionista, por outro lado, tem retirado a ênfase de algumas das novidades das perspectivas de Darwin; algumas dúvidas têm sido levantadas acerca da validade da imagem biográfica comum do jovem Darwin; uma nova ênfase foi dada às relações de Darwin com o movimento do romantismo alemão, com os desenvolvimentos médicos britânicos e escoceses e sua formação na ciência e filosofia escoceses (R. J. RICHARDS, 1999, 2002; DESMOND, 1989; MANIER, 1978). Tais revisões na historiografia há muito estabelecida sobre o entendimento da gênese da teoria darwiniana se devem aos fartos manuscritos e correspondência disponibilizados desde 1960 e agora eletronicamente acessíveis na seção *Paper and Manuscripts* de Darwin Online (*vide* recursos online).

Esses materiais têm chamado atenção a aspectos anteriormente ignorados na biografia de Darwin. Em particular, a importância de seu período em Edimburgo, de 1825 a 1827, amplamente considerado de pouca importância pelo próprio Darwin em sua *Autobiografia*, tem sido vista como crítica a seu desenvolvimento subsequente (DESMOND; MOORE, 1991; HODGE, 1985). Enquanto estudante de medicina na Universidade de Edimburgo (1825-27) Darwin desenvolveu uma relação próxima com o anatomista comparativo Robert Edmond Grant (1793-1874) através da *Plinian Society*, e em muitos aspectos Grant foi o primeiro mentor de Darwin na ciência nos anos pré-*Beagle* (DESMOND; MOORE, 1991, cap. 1). Foi através de Grant que ele fora exposto às teorias transformistas de Jean Baptiste Lamarck e ao debate Cuvier-Geoffroy centrado no *Muséum nationale d'histoire naturelle* em Paris (*vide*

verbete sobre **o pensamento evolutivo anterior a Darwin**, seção 4). Nesse período escocês, Darwin também desenvolveu o interesse duradouro na zoologia dos invertebrados que mais tarde emergiria por completo em sua importante obra sobre os cirrípedes (STOTT, 2004; LOVE, 2002; SLOAN, 1985).

De maneira similar, tem havido uma nova apreciação da importância da obra de Darwin na botânica fisiológica e na entomologia durante seus estudos em Cambridge entre 1827 e 1831 sob a orientação de seu mentor John Stevens Henslow (1795-1861), que o apresentou à botânica fisiológica do botânico suíço Alphonse De Caondolle (1806-93). Foi através de Henslow que ele também foi levado ao escritos de John Herschel, Alexander von Humboldt (1769-1859) e Charles Lyell. Um entendimento profundo do trabalho de Darwin em geologia em Cambridge com Adam Sedwick (1795-1873) é agora possível. Tudo isso tem aprofundado consideravelmente a compreensão de sua preparação intelectual e científica para o trabalho teórico que transpirou durante a viagem do *H. M. S. Beagle* (SLOAN, 2003b [2009]). Alguns especialistas hoje em dia interpretam as reflexões iniciais de Darwin sobre o transformismo como tendo sido desenvolvidas a partir das linhas de pensamento estimuladas pela versão de Humboldt da filosofia alemã da natureza tanto quanto pelas fontes tradicionais geralmente assumidas por Lyell, Herschel e pela teologia natural britânica (R. J. RICHARD, 2005, 2002, cap. 14). Essa pesquisa, embora não rejeite a importância das fontes britânicas tradicionais, tem revelado a multiplicidade das origens das reflexões de Darwin que revelam a interação das tradições britânicas com os desenvolvimentos continentais nas ciências da vida e na filosofia, incluindo os de origem alemã (R. J. RICHARDS, 2002; SLOAN, 2003a, 2007).

O interesse acadêmico continuado nas origens da teoria de Darwin reflete não apenas a preocupação dos historiadores da ciência, mas também a daqueles que veem uma relevância continuada dos próprios escritos de Darwin como fontes de reflexão criativa para o trabalho contemporâneo em biologia evolutiva (GAYON, 2003). Esse fenômeno, porém, apresenta dificuldades para a compreensão histórica do darwinismo. Em particular, na filosofia da biologia anglófona, a ênfase nas linhas de desenvolvimento da teoria evolutiva de Darwin que levaram a uma posição consensual na chamada teoria “sintética” da evolução da década de 1930 (SMOCOVITIS, 1996; MAYR; PROVINE [ed.], 1980; PROVINE, 1971) tem tendido a obscurecer a complexa história das próprias reflexões de Darwin e da história da teoria darwiniana desde 1859 (DEPEW; WEBER, 1995; BOWLER, 1983).

Essas complexidades internas na herança das obras de Darwin moldaram o darwinismo em mais do que uma tradição, tendo os contextos social e intelectual

pré-existent desenhado um papel crítico na interpretação do empreendimento de Darwin. A biologia francesa, por exemplo, ainda tem maior respeito por Lamarck do que vemos na bibliografia anglófona (LAURENT [ed.], 1997). Vários comentadores procuram atualmente atenuar a ênfase dada, pela bibliografia britânica e americana, aos contrastes entre as teorias presumivelmente falhas de Lamarck e as de Darwin, ou mesmo enxergar alguma compatibilidade mais ampla entre a compreensão “molecularizada” da evolução e o lamarckismo (GISSI; JABLONKA [eds.], 2011). A longa herança do kantismo e do idealismo alemão tem influenciado linhas interpretativas alemãs de Darwin até hoje (HÖSLE; ILLIES [eds.], 2005). A importância geral do contexto social e intelectual prévio na recepção da obra de Darwin é um tópico de pesquisa ativa que será sumarizada em maiores detalhes mais abaixo.

1.2 As primeiras reflexões de Darwin

Em suas origens históricas, a teoria de Darwin era, em aspectos importantes, diferente em tipo de suas principais predecessoras (RUSE, 2013b; *vide verbete sobre o pensamento evolutivo anterior a Darwin*). Vista contra um cenário histórico mais amplo, a teoria de Darwin não lida com cosmologia ou com as origens do mundo e da vida por meios naturalistas; por isso era mais restrita em seu escopo teórico do que suas principais predecessoras influenciadas pelas reflexões de Buffon, Herder e a *Naturphilosophen* alemã. Também diferia do desenvolvimentismo histórico de seu contemporâneo alemão, o paleontólogo Heinrich G. Bronn (GLIBOFF, 2008, 2007). Essa restrição também distinguia mais imediatamente o trabalho de Darwin da grande cosmologia evolutiva publicada anonimamente em 1844 pelo editor escocês Robert Chambers (1802-71) em seu imensamente popular *Vestiges of the Natural History of Creation* [*Vestígios da História Natural da Criação*], uma obra que em muitos aspectos preparou a sociedade vitoriana na Inglaterra e os Estados Unidos pré-guerra civil para as teorias evolutivas gerais (SECORD, 2000; MACPHERSON, 2015). Também se distinguia das teorias de seu contemporâneo Hebert Spencer (1820-1903) sumarizada abaixo.

A teoria de Darwin tomou suas primeiras formas em reflexões escritas numa série de cadernos iniciados durante a última parte de viagem no *Beagle* e continuou após seu retorno em outubro de 1836. As suas reflexões sobre a possibilidade de as espécies mudarem aparecem pela primeira vez em março de 1837 (“Caderno Vermelho”) e são desenvolvidas em outros cadernos (B-E) em julho

de 1839 (DARWIN, 1836-1844 [1987]; HODGE, 2103a, 2003). Começando com as reflexões do terceiro caderno (“D”), escrito entre julho e outubro de 1838, Darwin primeiro trabalhou nos rudimentos daquilo que veio a se tornar a sua teoria da seleção natural. Nos cadernos paralelos “M” e “N”, que datam de julho de 1838 a julho de 1839, e numa coleção perdida chamada “Notas antigas e sem utilidade”, que datam de aproximadamente 1839-40, ele também desenvolveu muitas de suas principais ideias sobre a evolução humana que viriam a público somente em *Descent of Man*, em 1871 (*vide* abaixo).

Sumarizando uma questão complexa, essas reflexões dos Cadernos mostram Darwin procedendo numa série de estágios em que ele primeiro formula uma teoria geral da transformação das espécies a partir de um ancestral comum. Ele então tentou desenvolver uma teoria causal da vida que explicasse a tendência da vida à complexidade e diversidade (HODGE, 2013a, 2003, 1985; SLOAN, 1986). Essa investigação causal da natureza subjacente da vida e a explicação da tendência inata da vida a se desenvolver e se tornar complexa foram então substituídas por uma mudança de foco das tendências internas da vida. Foi substituída pela preocupação com as forças externas que controlam a população e que, seguindo Thomas Malthus (1766-1834), supunha-se expandirem-se geometricamente. Essa mudança o permitiu desenvolver as implicações do aumento populacional para transformação das espécies.

Ao universalizar o “princípio de população” malthusiano, Darwin introduziu um princípio “inercial” em sua teoria, embora tal linguagem nunca tenha sido usada em seu texto. A primeira lei de Newton, por exemplo, estabelecia em seu sistema físico a tendência de um corpo em movimento continuar ou em repouso ou em movimento retilíneo uniforme, exigindo uma explicação causal para quaisquer desvios desse estado inicial. De forma semelhante, o princípio de população oferecia a Darwin a suposição de um estado de coisas dinâmico inicial que não fosse ele mesmo explicado dentro da teoria – não há tentativa de explicar causalmente a tendência dos seres vivos de universalmente se reproduzirem geometricamente. O funcionamento do princípio de população poderia, portanto, ser considerado axiomático, definido um conjunto inicial de condições a partir das quais qualquer desvio desse estado ideal exige explicação. Essa mudança teórica permitiu a Darwin que suspendesse seus esforços iniciais no desenvolvimento de uma teoria da vida e se concentrasse, em vez disso, nos meios pelos quais a força dinâmica da população era controlada. Isso lhe permitiu que enfatizasse como esse controle sobre a população funcionava junto com o fenômeno da leve variação individual e

das condições variáveis da vida na produção de uma mudança gradual de forma e função. Darwin (1859, cap. 3, p. 63-68) afirmaria mais tarde ser capaz de oferecer apoio empírico à afirmação de que as populações vivas tendem a aumentar desse modo, embora não ofereça uma teoria causal de vida que explique essa tendência.

2 Evolução darwiniana

2.1 O conceito de seleção natural

A característica distintiva primária da teoria de Darwin que a separa das explicações da mudança das espécies precedentes está centrada em sua explicação causal de como esse processo ocorreu. As teorias anteriores, como a de Jean-Baptiste Lamarck, dependiam de propriedades dinâmicas inerentes à matéria, ou, em algumas das reflexões alemãs, de forças dinâmicas especiais, como na teoria do *impulso formativo* (*Bildungstrieb*) de Johann Blumenbach (1752-1840) (ZAMMITO, 2018, cap. 7-9). A mudança das espécies, nesses esforços pré-darwinianos, não era explicada através de um processo adaptativo. Após o caderno D, a ênfase dada por Darwin aos fatores que controlam o aumento de população, ao contrário da teoria dinâmica da vida baseada em forças vitais, é capaz de explicar muitas das diferenças entre a sua teoria e as teorias de seus predecessores e contemporâneos.

Essas diferenças podem ser sumarizadas no conceito de seleção natural enquanto ingrediente central da teoria darwiniana. No entanto, o exato significado desse conceito, e dos diversos modos como é apresentado ao longo das seis edições de *A Origem* (1859-1872), deu origem a múltiplas interpretações do significado desse princípio na história do darwinismo.

Um modo de ver a complexidade do pensamento de Darwin sobre essas questões é seguir o desenvolvimento textual desse conceito entre o final do período dos Cadernos (1839) e a publicação de *A Origem das Espécies* em 1859. Nesse período de aproximadamente vinte anos Darwin estava envolto numa série de reflexões que formam estratos sucessivos na versão final de sua teoria da evolução das espécies. Entender a sequência histórica desses desenvolvimentos tem também uma importância para as controvérsias subsequentes sobre esse conceito e as diferentes interpretações de *A Origem* ao longo de suas sucessivas edições, e de como ele foi recebido em outros contextos culturais (*vide* seção 3). Tem também

alguma conexão com a avaliação da relevância de Darwin para questões filosóficas mais gerais, como aquelas que rondam a teleologia da natureza.

O conjunto de temas mais antigos na elaboração da teoria da seleção natural pode ser caracterizado como aqueles desenvolvidos através de uma analogia forte entre a arte humana e os funcionamentos da natureza (THEUNISSEN, 2013). Ao ser expressa num primeiro rascunho coerente da teoria, um manuscrito de 39 páginas escrito em 1842, essa discussão transferia o conceito de seleção de formas pela agência humana na criação de variedades de animais e plantas domésticos para a seleção ativa no mundo natural por uma agência quase consciente, um “ser mais sagaz que o homem (não um criador onisciente)” (DARWIN, 1842 [1909, p. 6] [1996, p. 91]). Essa agência seleciona aquelas características mais benéficas aos organismos em relação às condições de vida; é análoga em sua ação à seleção de formas domésticas feita pelo homem a fim de produzir raças diferentes. Entrelaçados a essas referências a um tipo de demiurgo platônico encontram-se apelos ao poder seletivo de uma “natureza” ativa:

Embora a natureza varie pouco, a seleção é muito mais rígida e escrutinadora [...] A natureza mantém [um] animal vivo, e até que se prove que ela não é capaz de fazer o trabalho necessário para servir a um fim desejado, o homem julga apenas por aquilo que vê, sem saber se os nervos, os músculos e as artérias foram desenvolvidos em proporção à mudança da forma externa. (1842 [1909, p. 9] [1996, p. 93])

Esses temas continuaram num rascunho de 230 páginas de sua teoria de 1844. Ele novamente se refere à ação seletiva de um ser imaginário sábio cuja seleção é feita com uma antevisão e sabedoria muitos maiores do que a seleção humana. Essa agência funcionava como uma causa secundária no plano mais amplo de um criador supervisor, permitindo que

o processo de seleção pudesse seguir adaptando os organismos linda e maravilhosamente, ainda que a fins tão diversos e em menor grau plásticos. Creio que tais meios secundários existem. (DARWIN 1844a [1909, p. 87] [1996, p. 103])

Darwin retornou a essas questões em 1856, depois de um período de doze anos no qual publicou seu *Geological Observations on the Volcanic Islands* [Observações Geológicas das Ilhas Vulcânicas] (1844b), a segunda edição de seu *Journal of Reseachers* (1845), *Geological Observations on South America* [Observações Geológicas da América do Sul] (1846), os quatro volumes sobre cirrípedes vivos e fósseis (1851, 1854, 1855) e *Geological Observations on Coral Reefs* [Observações Geológicas dos Recifes de Corais] (1851). Além disso, ele publicou vários artigos menores sobre zoologia dos invertebrados, sobre geologia, e tinha relatado seus experimentos sobre a resistência de sementes a água salgada, um tópico que seria importante em sua explicação da população de ilhas remotas.

Essas investigações intermediárias, conduzidas entre 1844 e 1856, possibilitaram que Darwin se posicionasse quanto à questão da permanência das espécies contra um pano de fundo empírico extenso. A primeira grande síntese dessas investigações aparece em seu longo manuscrito, ou o *Big Species Book*, iniciado em 1856, conhecido pelos especialistas atuais como o manuscrito “Seleção Natural”. Isso formava o texto de fundo imediato por trás de *A Origem*. Embora incompleto, *Natural Selection* fornece *insights* a muitas questões críticas no pensamento de Darwin. Ele foi preparado tendo em vista a comunidade acadêmica. Isso distingue a sua forma de argumento do “resumo” posterior que veio a ser publicado como *A Origem das Espécies*. O *Natural Selection* continha tabelas de dados, referências à bibliografia especializada e outros aparatos comuns a livros não populares, nenhuns dos quais sobreviveu em *A Origem*.

O manuscrito *Natural Selection* também continha alguns novos desenvolvimentos teóricos relevantes ao conceito de seleção natural que não são encontrados nos manuscritos anteriores. Os especialistas têm notado a introdução do *princípio de divergência* nesse manuscrito, a tese de que os organismos sob a ação da seleção natural tenderão a irradiar-se e diversifica-se dentro de suas “condições de vida” – o nome contemporâneo para o complexo de relações ambientais e de interações entre espécies (KOHN, 1985b, 2008). Embora o conceito de divergência de grupo sob a ação da seleção natural pudesse ser visto como uma implicação da teoria de Darwin a partir de suas formulações anteriores na década de 1830, a definição explícita que Darwin lhe dá em forma de “princípio”, e a sua discussão numa longa inserção tardia no manuscrito *Natural Selection*, sugerem a sua importância para a teoria madura de Darwin. O princípio de divergência era então visto por Darwin como uma importante conexão entre a variação natural e as condições de existência sob a ação da força propulsora do aumento de população.

É também evidente no manuscrito *Natural Selection* um apelo implícito a algum tipo de ordenamento teleológico dos processos. A ação do “ser sábio” dos manuscritos anteriores deu lugar à ação de uma “Natureza” seletiva, referida agora em seu gênero feminino tradicional. Essa Natureza,

[...] não se preocupa com a mera aparência externa; podemos dizer que ela escrutina severamente cada nervo, vaso & músculo; cada hábito, instinto e nuance de constituição – todo o maquinário da organização. Não há qualquer capricho ou favorecimento: aquilo que é bom será preservado & aquilo que é ruim rigidamente destruído [...] Podemos então ver que as produções da natureza carregam a marca de uma perfeição muito maior do que o produto da seleção artificial produzida pelo homem. Há na natureza uma seleção mais gradual, estável, segura e de visão mais profunda – a adaptação perfeita [sic] às condições de existência [...]

A linguagem dessa passagem, sublinhando diretamente afirmações sobre a ação da “seleção natural” na primeira edição de *A Origem*, indica a complexidade na exegese do significado de “seleção natural” quando vista à luz dessa gênese histórica (OSPOVAT, 1981). Os paralelos entre arte e natureza, a intencionalidade aplicada ao termo “seleção”, a noção de adaptação “perfeita” e a concepção substancial de “natureza” enquanto uma agência visando certos fins, tudo isso dá à perspectiva de Darwin um propósito teleológico mais complexo do que aquele que tipicamente é considerado pela teoria neo-selecionista contemporânea (LENNOX, 1993, 2013). Como será discutido abaixo, as mudanças subsequentes feitas por Darwin em suas formulações desse conceito ao longo da história de *A Origem* leva a concepções diferentes daquilo que ele queria dizer por esse princípio e subjaz a grande parte dos significados contemporâneos de seleção natural.

A preparação e publicação apressadas de *A Origem* entre o verão de 1858 e novembro de 1859 se deve ao recebimento, em 18 de junho de 1858, de uma carta de Alfred Russel Wallace que delineara suas perspectivas extraordinariamente similares sobre a possibilidade da mudança contínua nas espécies sob a ação da seleção sobre variação natural. Esse evento teve importantes implicações para a forma subsequente do argumento publicado por Darwin. Ao condensar rapidamente

os argumentos detalhados de *Natural Selection* em capítulos curtos, Darwin também universalizou várias afirmações que tinha desenvolvido tendo vista grupos específicos de organismos, ou que tinha aplicado apenas a situações mais limitadas no manuscrito. Isso resultou numa apresentação de sua teoria em um nível de generalização amplo. A falta de tabelas de dados, de notas detalhadas e de referência à bibliografia secundária na versão publicada também resultou em críticas previsíveis às quais discutiremos na seção 3.

2.2 O argumento central de *A Origem*

A estrutura do argumento de *A Origem* tem sido tópico de considerável bibliografia e aqui só pode ser sumariada (*Darwinismo*⁴²; HODGE 2013b HOQUET, 2013; WATERS, 2003; DEPEW, 2008; RUSE, 2008; LENNOX, 2005). O próprio Darwin descreveu seu livro como “um longo argumento”. A natureza exata desse argumento não é, contudo, imediatamente transparente; além do mais, interpretações alternativas de seu raciocínio e de suas estratégias retóricas na formulação de sua teoria evolutiva têm sido feitas.

A reconstrução que os especialistas têm feito da metodologia empregada por Darwin em *A Origem* toma duas formas primárias. Uma abordagem tenta reconstruí-la a partir do ponto de vista dos modelos atualmente aceitos na explicação científica, apresentando-a às vezes como um modelo dedutivo formal (SOBER, 1984). A outra abordagem, mais histórica, interpreta a metodologia de Darwin no contexto dos cânones da explicação científica aceitos nas discussões do período vitoriano (RUSE, 2013b; WATERS, 2003; HULL, 2003; LEWENS, 2008; RUSE, 2008; LENNOX, 2005; HODGE, 1983b). O quanto Darwin de fato se valeu das discussões metodológicas de seus contemporâneos – John Herschel, William Whewell, John Stuart Mill – não é completamente claro nas fontes documentais disponíveis. A tese mais prontamente documentada, defendida em particular por M. J. S. Hodge (1977, 1983a), enfatiza a importância de *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy* [Discurso Preliminar sobre o Estudo da Filosofia Natural] (1830) de John Herschel, que Darwin lera ainda quando estudante em

⁴² N.T.: Publicado nesta edição.

Cambridge, antes de sua partida no *HMS Beagle* em dezembro de 1831. Ele encontrou nos escritos de Herschel a afirmação de que a ciência procura determinar as “reais causas” – *verae causae*. Esse conceito fora especificado por Newton nos *Principia* como a terceira de suas “Regras para o Raciocínio na Filosofia” (vide verbete sobre **a filosofia de Newton**⁴³, seção 4). Esse era o objetivo da explicação científica. Tais causas, na formulação de Herschel, eram aquelas necessárias para produzir os efeitos observados; elas eram verdadeiramente ativas na produção dos efeitos; e explicavam adequadamente os efeitos (HERSCHEL, 1830; LENNOX, 2005; WATERS, 2003). Esses critérios distinguem uma abordagem científica satisfatória do simples “salvar os fenômenos” através de explicações plausíveis da tradição do convencionalismo científico. O impacto dos argumentos de Herschel no desenvolvimento intelectual de Darwin foi evidentemente profundo, embora não haja referência textual direta ao conceito de Herschel de *vera causa* nos Cadernos e em outros escritos anteriores.

A outra fonte metodológica plausível para o raciocínio maduro de Darwin é a obra do seu mais antigo contemporâneo e primeiro mentor, o reverendo William Whewell (1749-1866), cuja *History of the Inductive Sciences* [*História das Ciências Indutivas*] (1837), em três volumes, Darwin lera cuidadosamente após retornar de sua viagem em volta do mundo. Novamente, é difícil documentar o impacto da teoria explícita de Whewell sobre o método científico, como posto em seu *Philosophy of Inductive Science* [*Filosofia da Ciência Indutiva*] (primeira edição em 1840), no período pré-*Origem*, não havendo evidência direta da leitura do *Philosophy* de Whewell nos Cadernos ou na Correspondência de seus anos formativos anteriores à publicação de *A Origem*.

Um argumento plausível, porém, tem sido oferecido a favor de que a real estrutura do texto de Darwin é muito mais similar ao modelo “wheweliano” de argumento do que do modelo “herscheliano” (RUSE, 1975, 2013c). Na abordagem de Whewell de 1840, como também na de Herschel, a ênfase da investigação científica é posta na descoberta das “reais causas”. A evidência para a determinação de uma *vera causa*, contudo, tinha de ser demonstrada através da capacidade de juntar fenômenos desconexos sob um único “Conceito de Mente” unificador, ao qual

⁴³ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/newton-philosophy/>. Acesso em: 12 fev. 2022.

Whewell exemplifica com a lei da gravitação universal de Newton. Essa “Consiliência de Induções”, modo como Whewell chamou ao processo de unificação teórica sob poucos conceitos simples, era atingida por apenas as teorias científicas verdadeiras empregando as reais causas (WHEWELL, 1840, XXXIX). Numa reformulação desse princípio, na edição revista de seu *Philosophy of Inductive Science* publicada apenas um ano antes de *A Origem*, Whewell argumentou que

os casos nos quais **coincidem** as induções a partir de classes de fatos completamente diferentes pertencem apenas às teorias bem estabelecidas na história da ciência. (WHEWELL, 1858, p. 88)

Tem-se por isso argumentado que a teoria de Darwin produz fundamentalmente esse tipo de argumento de consiliência, e que a sua metodologia está mais propriamente alinhada à de Whewell.

Na estrutura retórica, *A Origem* desenvolve mais claramente aquilo a que se pode chamar argumento “construtivo”, tendo seu estilo complexo de apresentação influenciado por aquilo a que se tem chamado “argumentação situada”, similar às perspectivas desenvolvidas pelo lógico e estudioso da retórica de Oxford Richard Whately (1787-1863) (DEPEW, 2008). Inicia-se por introduzir o leitor ao mundo de Darwin através de uma narração pessoal; nos três primeiros capítulos ele apresenta, para fins de aceitação, uma série limitada de questões, nenhuma delas exigindo grande esforço teórico por parte dos leitores, e muitas delas já reconhecidas de alguma forma pela literatura do período, tal como a variação natural e o aumento de população malthusiano.

Esses ingredientes são então reunidos no capítulo quatro numa síntese impressionante que rapidamente se estende em generalizações a fim de cobrir toda a vida, tanto no tempo quanto no espaço. Com essa estratégia retórica de apresentação cuidadosamente pensada, é apenas no capítulo quatro que o leitor fica sabendo do caráter pleno e das implicações amplas das afirmações desenvolvidas nos primeiros capítulos. Lá pelo final desse capítulo o leitor é apresentado a uma teoria extraordinariamente compreensiva das relações das formas vivas e do modo de sua origem, tanto no presente quanto passado do planeta.

Abrindo com um par de capítulos que recorre à analogia arte-natureza desenvolvida nos manuscritos, Darwin estrutura o argumento com uma explicação da provável origem dos animais domésticos, e, por inferência, das plantas domésticas

(THEUNISSEN, 2013). Essas formas surgiram presumivelmente através da ação da seleção humana sobre as ligeiras variações existentes entre os indivíduos de uma mesma espécie. Uma possível interpretação desse processo, que envolve a seleção direcional, e mesmo intencional, foi ao mesmo tempo minimizada na obra publicada pela importância que Darwin deu ao papel da seleção “inconsciente”, um conceito não encontrado no manuscrito *Natural Selection*. Esse conceito denota a seleção praticada mesmo pelos povos aborígenes que simplesmente procuram manter a integridade de uma raça ao preservar suas melhores formas. A analogia com a criação doméstica é mais do que uma estratégia decorativa, todavia. Ela funciona repetidamente como o principal exemplo empírico ao qual Darwin pode recorrer em várias passagens do texto como meio de visualização do funcionamento da seleção natural na natureza; e esse expediente permanece intacto em todas as seis edições de *A Origem*.

A partir desse modelo de seleção humana operando em pequenas variações naturais para produzir as formas domésticas, Darwin desenvolve então, no segundo capítulo, as implicações da variação “natural”, adiando a discussão do conceito de seleção natural até o capítulo quatro. O foco do segundo capítulo está na introdução de outra questão importante. Ali Darwin estende a discussão sobre a variação iniciada no primeiro capítulo a um ataque à compreensão “lineliana” tradicional de classificação como separação das espécies através de propriedades essenciais definidoras. É nesse capítulo que Darwin desenvolve mais explicitamente a sua própria posição sobre a natureza orgânica das espécies em relação à sua teoria da descendência. É também ali que ele prepara os ingredientes para o seu ataque ao “essencialismo” quanto às espécies.

A análise que Darwin faz da “questão da espécie” é complexa e tem muitas implicações para o modo como seu trabalho foi lido por seus contemporâneos e sucessores. Ainda hoje é um tópico que gera grande discussão (veja os verbetes sobre espécie⁴⁴ e darwinismo⁴⁵; MALLEY, 2013; HODGE, 2013b; R. A. RICHARDS, 2010; WILKINS, 2009; STAMOS, 2007; SLOAN, 2008, 2013). As suas afirmações às vezes contraditórias sobre essa questão – que alternam entre claras negações da realidade das espécies em alguns lugares e a clara afirmação da realidade das

⁴⁴ N.T.: Vide *Textos Seleccionados em Filosofia da Biologia II*.

⁴⁵ Publicado neste volume.

espécies em outros – têm sido visto por alguns especialistas como uma estratégia retórica intencional (STAMOS, 2007; BEATTY, 1985).

A tradição anterior tinha sido substancialmente afetada pela nova concepção de espécie biológica apresentada por Buffon, na qual ele fizera uma nítida distinção entre espécies “naturais”, definidas por propriedades como intercruzamento fértil, e “artificiais” e variedades, definidas por traços morfológicos e medições sobre eles (*vide verbete sobre o pensamento evolutivo anterior a Darwin*, seção 3.3). Essa distinção foi utilizada seletivamente por Darwin. Do modo como fora particularmente conceitualizada pelos historiadores naturais alemães do início do século XIX, as espécies “buffonianas” eram definidas pela unidade de descendência comum, e distinguidas por seus caracteres histórico e ontológico das espécies taxonômicas da história natural lineliana. Essa distinção entre espécies “naturais” e “lógicas” mantinha uma distinção entre problemas de classificação prática dos espécimes preservados e daqueles relacionados à unidade das espécies naturais, mantidos fixos por muitos com base no critério de unidade reprodutiva e esterilidade (SLOAN, 2008).

O que é notável no argumento de Darwin, porém, é o modo pelo qual ele usa seletivamente essas tradições preexites para solapar o “realismo” quanto à espécie pressuposto nelas. Uma tradição – que pode ser considerada em seu contexto imediato da tradição lineliana – considerava as espécies no sentido dos universais da lógica ou dos conceitos de classe cuja “realidade” dependia em muitos casos da criação divina. A tradição “buffoniana” alternativa via as espécies no sentido de linhagens de descendência materiais cuja fixidez era determinada por algum tipo de princípio imanente, como um “molde interno” ou uma força vital especificadora (*vide verbete sobre o pensamento evolutivo anterior a Darwin*, seção 3.3). Nas mãos de Darwin isso resultou num entrelaçamento de conceitos de variedades, raças, subespécies, tribos e famílias naturais que podem ser vistas de modo a representar diferentes tradições de discussão naquele período. Essa fusão criativa também gerou muitas confusões sobre como Darwin de fato concebia as espécies e a sua mudança ao longo do tempo (SLOAN, 2008).

Darwin tratava a questão das espécies através da apresentação dos problemas causados pela variação natural na discriminação prática dos taxa nos níveis de espécie e varietal. Embora a dificuldade das distinções taxonômicas nesse nível fosse um problema já reconhecido na bibliografia da época, Darwin sutilmente transforma esse problema **prático** numa ambiguidade **metafísica** – a imprecisão das distinções taxonômicas formais é vista de forma a implicar uma ambiguidade similar quanto aos limites das espécies “naturais”.

Por exemplo, Darwin emprega a variação natural no capítulo dois de *A Origem* para romper a distinção entre espécies e variedades encontrada no modo como esses conceitos eram geralmente empregados na bibliografia da taxonomia prática. A aparente arbitrariedade de se fazer tais distinções, particularmente em plantas e invertebrados, indica que tais espécies eram apenas aquilo que “os naturalistas, em seu sólido juízo e ampla experiência”, diziam que era (1859, p. 47). Esses argumentos formam a base das alegações feitas pelos contemporâneos de Darwin de que ele era um “nominalista” quanto às espécies, que definia as espécies apenas por divisões convencionais e convenientes num contínuo de indivíduos.

Essa característica da discussão de Darwin capta a complexidade de seu argumento apenas parcialmente. Valendo-se também da tradição realista desenvolvida dentro da tradição buffoniana, Darwin afirmou que as espécies e as variedades são definidas por descendência comum e relações materiais de intercruzamento. Ele usou a ambiguidade da distinção entre espécies e variedades criada pela variação taxonômica na taxonomia prática para solapar a fixidez ontológica das espécies “naturais”. As variedades não são apenas as subdivisões taxonômicas formais de uma espécie natural, como concebidas na tradição lineliana. São, como ele as chamou, espécies “incipientes” (1859, p. 52). Isso transformou sutilmente a questão da variação local e adaptação a circunstâncias num ingrediente primário para a mudança evolutiva histórica. As conclusões a serem extraídas desse argumento, contudo, foram reveladas apenas no capítulo quatro.

Antes de reunir os ingredientes desses dois primeiros capítulos Darwin introduziu, no capítulo três, o conceito de “luta pela existência”. Esse conceito é introduzido num “sentido amplo e metafórico” que incluía diferentes níveis de interações orgânicas, da luta direta por comida e espaço à luta pela vida de uma planta num deserto. Embora descrito como uma aplicação do parâmetro de aumento geométrico de uma população em relação ao aumento aritmético de suprimentos alimentares, de Thomas Malthus, o uso que Darwin faz desse conceito é na verdade uma reinterpretação do princípio de Malthus, que foi formulado apenas com referência à população humana em relação ao suprimento alimentar. Ele então torna-se um princípio geral que rege toda a vida orgânica. Assim, os organismos que constituem eles próprios alimentos são incluídos. Através dessa universalização, apenas num caso extremo é que os controles da população dependerão diretamente das limitações malthusianas tradicionais de alimento e espaço. Os controles normais são exercidos, em vez disso, através de uma rede complexa de relações predador-preza, parasita-hospedeiro, recurso-consumidor que as espécies apresentam entre si. Essa revisão

profunda dos argumentos de Malthus deu à teoria de Darwin um profundo sentido “ecológico”, como mais tarde esse termo seria usado. Darwin via a abundância de trevos vermelhos na Inglaterra como dependente da quantidade de mamangavas polinizadoras que, por sua vez, eram controladas pelos ratos e que, por sua vez, eram controlados pelo número de gatos, o que fazia dos gatos um determinante para a abundância de trevos vermelhos. A abundância dos pinheiros-escoceses é limitada pelo número de gados, para citar dois exemplos usados por Darwin (1859, p. 72-74). O reconhecimento dessas interações complexas espécie-espécie como os meios primários de controle de população também afasta a interpretação de *A Origem* como uma simples extensão da economia política britânica e da competição arraigada na industrialização vitoriana ao mundo natural.

Com os ingredientes dos três primeiros capítulos, Darwin estava em posição de reuni-los no quarto capítulo que culmina na seleção natural. Nessa longa discussão Darwin desenvolve a principal exposição de seu conceito teórico central. Para seus contemporâneos e para a tradição subsequente, porém, o conceito de seleção natural de Darwin não era inequivocamente claro devido às razões expostas acima, e essa falta de clareza foi a fonte de vários desacordos e controvérsias persistentes. Não é claro, por exemplo, se Darwin concebe a seleção natural como uma causa **eficiente** ou uma causa **final**; se é um **resultado** emergente de outras causas; ou se é uma simples **descrição** do funcionamento conjunto de vários fatores causais independentes sem seu próprio status causal. A julgar pelo próprio de texto de *A Origem*, é difícil verificar a afirmação de que a seleção natural fosse em si considerada por Darwin como uma *vera causa* no sentido de Herschel. Vários estudiosos têm defendido a importância do princípio de *vera causa* para o argumento de Darwin (HODGE, 2013b; WATERS, 2003 [2009, p. 124-127]). Considerando-se, porém, a evidência textual, Darwin reservara essa designação em *A Origem* para “a comunidade de descendentes”, para as causas da “geração ordinária”, ou mesmo para as crenças equivocadas dos “criacionistas especiais” (1859, p. 159, 352, 482; DEPEW, 2008, p. 243).

Na definição inicial da primeira edição do texto de Darwin, a seleção natural é caracterizada como “a preservação das variações favoráveis e a rejeição das variações prejudiciais” (1859, p. 81). Quando Darwin elaborou esse conceito no capítulo quatro da primeira edição, ele continuou a descrever a seleção natural numa linguagem que sugeria o envolvimento de uma seleção intencional, continuando o forte paralelo arte-natureza encontrado nos manuscritos. Por exemplo:

Assim como o homem é capaz de produzir e, de fato, tem produzido um grande resultado através de seus meios de seleção metódico e inconsciente, por que não dizer o mesmo da natureza? O homem consegue agir apenas nos caracteres externos e visíveis: a natureza não liga para as aparências, exceto na medida em que elas possam ser úteis a algum ser. Ela pode agir em qualquer órgão interno, em cada pequena parte da diferença constitutiva, em toda maquinaria da vida. O homem seleciona tendo em vista apenas seu próprio bem; a Natureza, por outro lado, visa apenas o bem daquele ser por ela modificado. Cada caractere selecionado é completamente moldado por ela; e o resultado é o ser vivo estar muito bem equipado para a vida. (1859, p. 83)

A história do manuscrito por trás dessa passagem afasta a interpretação simples dessas afirmações como meras imagens retóricas. Como vimos, o paralelo entre a seletividade humana intencional e a da “natureza” formava o modelo original a partir do qual o conceito de seleção natural foi originalmente construído.

As críticas que rapidamente foram feitas à intencionalidade patente em tais passagens levaram Darwin a revisar o argumento a partir da terceira edição de 1861. A partir daí ele explicitamente minimizou a linguagem intencional e teleológica das primeiras duas edições, negando que as menções ao papel seletivo da “natureza” fosse algo mais do que uma figura literária, movendo-se decisivamente na direção de definir a seleção natural como a descrição da ação das leis naturais operando sobre os organismos, e não como a ação de uma causa eficiente ou final da vida. Em sua *Correspondência* ele também se arrepende de não ter utilizado a designação “preservação natural” ao invés de “seleção natural” para caracterizar o seu princípio (carta a Lyell, 28 de setembro de 1860, BURKHARD *et al.*, 1998, cap. 8, p. 397). Confira, também, o *Darwin Correspondence Project*, nos recursos *online*. Na quinta edição, de 1869, a adoção da expressão “sobrevivência do mais apto”, de seu contemporâneo Herbert Spencer (SPENCER, 1864, p. 444-445; 1869, p. 72), como sinônimo para “seleção natural”, marca ainda mais esse afastamento do significado do conceito que podemos extrair dos textos e rascunhos iniciais. Assim, as formulações do princípio nos enunciados finais no final dos anos 1860 e início dos 70 constituem a base da tradição de compreensão “mecanicista” e não-teleológica da seleção natural; uma interpretação desenvolvida

pelos discípulos de Darwin que, nas palavras de David Depew, “é de pouca utilidade tanto à sua teodiceia natural quanto à sua imagem de uma seleção benignamente escrutinadora” (DEPEW, 2008, p. 253).

A síntese conceitual do capítulo quatro também introduziu discussões sobre questões relativas às condições sob as quais a seleção natural funciona mais otimamente, ao papel do isolamento, às causas da extinção das espécies e ao princípio de divergência. Muitos desses apontamentos foram feitos através do uso imaginativo de “experimentos mentais” nos quais Darwin construía cenários possíveis onde a seleção natural poderia produzir mudanças substanciais. Embora seus críticos não tenham considerado tais experimentos mentais como evidência empírica a favor de suas afirmações, é defensável que tenham auxiliado Darwin na satisfação de certos critérios de adequação postos pelos cânones metodológicos de John Herschel (LENNOX, 2005). Uma maneira proeminente de Darwin captar a complexidade desse processo reflete-se no único diagrama a aparecer em todas as edições de *A Origem* (VELASCO, 2013). Nessa ilustração estão sumarizados a imagem da mudança gradual a partir dos pontos de ancestralidade comum, a representação da extinção frequente de muitas linhagens, a tendência geral das populações de divergirem e fragmentar-se sob a pressão do aumento populacional e um modo de enxergar as relações de afinidades taxonômicas ao tempo. Está também representada a persistência de algumas formas que permaneceram inalteradas ao longo de períodos geológicos nos quais condições estáveis prevaleceram.

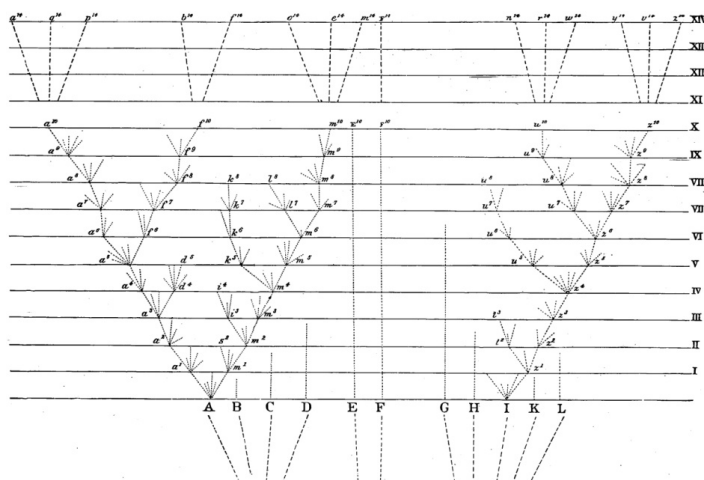


FIGURA: Diagrama da árvore da vida de *A Origem das Espécies* (1859, p. 116-117).

É notória no diagrama da árvore da vida a relatividade de suas coordenadas. Em uma primeira apresentação, elas aplicam-se apenas às divergências ocorridas no nível varietal, sendo as variáveis representadas pelas letras minúsculas dentro das espécies A-L de “um gênero compreensivo”, e as coordenadas de tempo horizontais mensuradas em termos de um número limitado de gerações. O leitor atento, contudo, rapidamente perceberá que a análise destrutiva que Darwin faz da distinção entre espécie “natural” e “artificial” e da relatividade da distinção espécie-variedade, no capítulo dois, permite que esse diagrama represente afinal todas as relações orgânicas, desde aquelas nos níveis não controversos de variedades divergentes dentro de espécies fixas, até aquelas das relações de espécies dentro de gêneros diferentes. As letras A-L poderiam também representar taxa em níveis de Gêneros, Famílias ou Ordens. O diagrama pode assim ser aplicado às relações entre todos os níveis da hierarquia lineliana, tal que as coordenadas verticais representam potencialmente vastos períodos de tempo, e as coordenadas horizontais o grau de divergência taxonômica ao longo do tempo. Em apenas poucas páginas de argumento, o diagrama foi generalizado para representar as relações de grupos mais extensivas, abrangendo todo o tempo geológico. A extensão das linhas pontilhadas na parte de baixo poderia ainda sugerir, como argumenta Darwin no último parágrafo do livro, que toda a vida foi o resultado de “poucas capacidades, que teriam sido insufladas dentro de poucas formas, ou em apenas uma” (1859, p. 490). Isso poderia sugerir uma origem naturalista das formas originais ou pela ação da emergência material ou pela ação de um poder vitalista da vida. Poderia, também, ser interpretado de modo que implicasse a ação de uma causa sobrenatural.

Em resposta às críticas a essa falta de clareza quanto a esse último ponto, Darwin rapidamente adicionou ao parágrafo final da segunda edição de 1860 a expressão “pelo criador” (1860, p. 484), que permaneceu em todas as edições subsequentes. Incorporada às citações no frontispício de todas as outras edições da obra, essa poderia implicar, a alguns leitores, a intenção de Darwin de introduzir sua obra na tradição da teologia natural britânica e à longa tradição que remonta aos escolásticos que conceitualizaram a criação através da lei secundária. Um espaço conceitual foi então criado para que alguns contemporâneos de Darwin, notadamente o botânico de Harvard Asa Gray (1810-88), lessem *A Origem* de forma compatível com a teologia natural tradicional (GRAY, 1860; LENNOX, 2013).

O alcance dessa generalização teórica que fecha o capítulo sobre a seleção natural, que é posta de maneira ainda mais geral no parágrafo final do livro, exigiu

que Darwin lidasse com várias objeções à teoria, o que o ocupou em numerosas revisões entre 1859 e 1872. Como sugerido por David Depew, a estrutura retórica do texto original desenvolvida em quase toda estrutura de “objeções e respostas” resultou numa constante leva de revisões em várias edições à medida que Darwin lidava com seus oponentes (DEPEW, 2008; PECKHAM, 1959 [2006]). Antecipando várias linhas óbvias de objeção, Darwin devotou boa parte do texto do original de *A Origem* para oferecer alguma solução a essas dificuldades previsíveis. Entre essas principais linhas de objeção esboçadas por Darwin incluía-se primeiramente a aparente falta de várias leves gradações entre as espécies, tanto atualmente quanto no registro fóssil, o que seria previsível a partir do gradualismo presente na teoria (cap. 6, 9). Em segundo lugar, a existência de órgãos e estruturas de extrema complexidade – como o olho dos vertebrados, estruturas que desde os escritos de Galeno, na antiguidade helenística, serviam como esteio ao argumento a favor do desígnio teleológico externo – precisa de alguma explicação (cap. 6). Terceiro, a evolução de instintos elaborados nos animais e o problema desconcertante da evolução dos insetos sociais que desenvolveram castas assexuadas estéreis mostraram-se particularmente difíceis para Darwin na fase do manuscrito e precisavam de alguma explicação (cap. 7). A quarta grande questão que necessitava de atenção dizia respeito à distinção tradicional entre espécies naturais – definidas pela interfertilidade – e as espécies artificiais – definidas por diferenças morfológicas. Tratada primeiramente no capítulo dois, foi preciso um capítulo adicional para análise no qual Darwin procurou enfraquecer o caráter absoluto do critério de entrecruzamento como um sinal de espécie natural fixa (cap. 8).

Como quinto tópico, no capítulo dez, Darwin desenvolveu sua posição sobre o registro fóssil. O que estava em jogo era se o registro fóssil conhecido apresentava uma progressão gradual de formas que iam do simples ao complexo, como poderia argumentar um transformista lamarckiano, ou se era apoiado pela tese da persistência de grandes grupos através do registro, como endossado pela tradição de Cuvier (*vide* verbete sobre **o pensamento evolutivo anterior a Darwin**, seção 4.1.). A tese do progressismo geológico tinha sido negada de fato por ninguém menos do que o grande mentor de Darwin na geologia, Charles Lyell, em seu *Principles of Geology* (1830-33; DESMOND 1984; BOWLER, 1976). Darwin defendeu a perspectiva progressista nesse capítulo.

A cada uma das linhas de objeção à sua teoria, Darwin ofereceu respostas plausíveis, se não convincentes, a seus contemporâneos (HULL, 1973). Argumentos adicionais eram desenvolvidos na medida em que Darwin adicionava várias inserções

textuais ao longo das cinco revisões de *A Origem* entre 1860 e 1872, incluindo a adição de um novo capítulo à sexta edição lidando com uma “miscelânea” de objeções. Por razões relacionadas tanto à forma sumária e condensada de apresentação ao grande público, quanto ao alcance conceitual audacioso da teoria, o argumento primário de *A Origem* não poderia adquirir sua força a partir dos dados apresentados pelo próprio livro. Em vez disso, foi apresentado um argumento a partir da simplicidade unificadora, adquirindo sua força a partir da capacidade da teoria de Darwin de unificar uma ampla variedade de questões em taxonomia, anatomia comparada, paleontologia, biogeografia e embriologia sob os princípios simples desenvolvidos nos quatro primeiros capítulos (cap. 11-13). Em aspectos relevantes, esse argumento de “consiliência” poderia ser visto como melhor refletindo a metodologia de William Whewell (*vide acima*), embora Whewell não seja citado em quaisquer das edições.

A metodologia explicativa da teoria de Darwin também lhe deu meios de derrotar certas objeções centrais, tais como aquelas extraídas da existência de órgãos de grande complicação e função. Para lidar com a questão do olho dos vertebrados no capítulo seis, por exemplo, Darwin ofereceu algumas poucas especulações acerca de como tal estrutura poderia ter se desenvolvido por seleção gradual a partir de olhos rudimentares dos invertebrados. Mas a solução primária oferecida foi a capacidade de sua teoria de unificar num único argumento as numerosas linhas de investigação que de outro modo não receberiam uma explicação coerente. Em tal caso alguém poderia

admitir que mesmo uma estrutura tão perfeita quanto o olho de uma águia poderia ser formado pela seleção natural, ainda que não tenha conhecimento de quaisquer gradações transicionais. (1859, p. 188)

Aqui, novamente, poderíamos ver a noção de Whewell de uma “consiliência de induções” em funcionamento.

Como antevisto por Darwin, com a aceitação de sua teoria “um grande campo inexplorado de investigação será aberto” (*Origin* 1859: 486) na biologia e na história natural. As questões persistentes da origem das espécies, se não da origem última da vida, assim como as causas de sua extinção, foram postas dentro do domínio da explicação naturalista. É nesse contexto que ele faz a única referência em seu texto à afirmação de que “uma luz será lançada sobre a origem do homem e sua história” (*Origin* 1859: 488).

3 A recepção de *A Origem*

3.1 A recepção popular da teoria de Darwin

O amplo alcance das afirmações de Darwin, a brevidade da evidência empírica efetivamente oferecida no texto e as implicações de sua teoria para várias questões filosóficas e teológicas mais gerais iniciaram imediatamente uma controvérsia sobre a evolução darwiniana que vai e vem há mais de 150 anos. Como já é bem sabido, Darwin desenvolveu seu argumento retoricamente alegando sua superioridade explicativa sobre a doutrina da “criação especial”, que ele considerava ser a principal alternativa à sua abordagem. Essa oposição estilizada ao “criacionismo”, e não aos argumentos apresentados pelas tradições de Cuvier, Buffon e Lyell que demonstrativamente formaram a base da oposição científica ao transformismo anterior a Darwin (*vide* verbete sobre **o pensamento evolutivo sobre Darwin**), foi ponto de considerável crítica por contemporâneos de Darwin, como Richard Owen, que não era defensor de qualquer teoria do criacionismo especial (BOWLER, 2013a). Essa estratégia retórica de opor sua teoria ao criacionismo teísta, todavia, serviu para definir grande parte do debate popular sobre a teoria de Darwin no período que se seguiu imediatamente, e continua a definir até hoje.

No nível da cultura popular a teoria de Darwin se inseriu numa situação social complexa que tomava forma de acordo com as diferentes tradições nacionais. No mundo anglófono a grande popularidade de *Vestiges of the Natural History of Creation* [*Vestígios da História Natural da Criação*] – publicado anonimamente em 1844, tendo já alcançado onze edições e vendido 23.350 exemplares até dezembro de 1860 (segundo a “Introdução” de Chambers na reimpressão da edição de 1844 [1994: XXVII]) e tendo ainda várias outras edições até o final do século – sem dúvida preparou os alicerces para a noção geral das origens evolutivas da vida pela lei natural. O grande esquema apresentado no *Vestiges* do desenvolvimento teleológico da vida a partir do início do sistema solar numa nebulosa gasosa até a emergência da humanidade sob a ação da grande “lei do desenvolvimento” tinha também sido popularizado aos leitores vitorianos pelo poema épico de Alfred Lord Tennyson, *In Memoriam* (1850). Isso propiciou ao leitor um contexto no qual pudesse ler Darwin como fornecendo apoio adicional à crença num desenvolvimento histórico otimista da vida sob condução teleológica com a promessa da redenção histórica derradeira.

Tais interpretações também fizeram com que *A Origem* parecesse compatível com o evolucionismo progressivo de Hebert Spencer (1820-1903; *vide verbete sobre Hebert Spencer*⁴⁶). Os escritos de Spencer mostram-se como importante veículo através do qual as perspectivas de Darwin, modificadas para se adequar às perspectivas progressivistas de Spencer, foram pela primeira vez introduzidas em contextos não-ocidentais (JIN, 2019a, 2019b; YANG, 2013; LIGHTMAN [ed.], 2015; PUSEY, 1983; ELSHAKRY, 2013). Grande parte de recepção popular ignorou ou modificou a concepção de Darwin de evolução por seleção natural a fim de que ela se adequasse a essas alternativas progressivistas (BOWLER, 1983). A imagem popular que frequentemente se pinta de um grande clamor público contra a obra de Darwin tem sido contestada através de cuidadosa análise histórica e considerada em geral mítica, ou pelo menos necessita de discriminação cuidadosa por grupo social, tradição nacional e afiliação religiosa (BOWLER, 2013a; ELLEGARD, 1958).

A análise de várias recepções europeias à obra de Darwin constitui atualmente uma verdadeira indústria acadêmica (BOWLER, 2013a; GAYON, 2013; GLICK, 1974 [1988], 2013; GLICK; SHAFFER, 2014; ENGELS; GLICK, 2008; GLIBOFF, 2008; NUMBERS, 1998; PANCALDI, 1983 [1991]; TODES, 1989; KELLY, 1981; HULL, 1973). Os estudos sobre as recepções não-ocidentais constituem uma nova área de estudos darwinianos. Eles exibem padrões similares, mas também importantes diferenças, à recepção em contextos europeus (JIN, 2019a; b; YANG, 2013; SHEN, 2016; ELSHAKRY, 2013; GLICK, 1988, Prefácio; PUSEY, 1983). Esses estudos continuam a exibir um padrão comum no qual a recepção geral das teorias de Darwin estava condicionada, se não determinada, pelos contextos intelectual, científico, social e político pré-existentes nos quais as teorias de Darwin eram inseridas.

Três exemplos podem ser apresentados – França, Alemanha e China. Na França, a teoria de Darwin foi recebida contra o pano de fundo dos debates sobre o transformismo da década de 1830 que opunham as teorias de Lamarck e Etienne Geoffroy St. Hilaire às de Cuvier (GAYON, 2013; *vide verbete sobre o pensamento evolutivo anterior a Darwin*, seção 4.1). Pelo menos na ciência parisiense oficial, esses debates tinham sido resolvidos em favor do antitransformismo de Cuvier. Como consequência, Darwin foi visto como defensor da ciência rejeitada pelas figuras de ponta da ciência francesa. Como dito pelo fisiologista e metodólogo da

⁴⁶ Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/spencer/>. Acesso em: 12 fev. 2022.

ciência francesa, Claude Bernard (1813-1878), em 1865, a teoria de Darwin tinha de ser considerada como aquelas de “um Goethe, um Oken, um Carus, um Geoffroy Saint Hilaire”, localizando-a nos domínios da filosofia da natureza especulativa ao invés de concedê-la o status de ciência “positiva” (BERNARD, 1865, p. 158-159 [1957, p. 91-92]). O enquadramento conceitual fornecido pela “filosofia positiva” de Auguste Comte (1798-1857) também trabalhou a favor e contra Darwin. Por um lado, a ênfase que Comte dá ao progresso histórico da ciência em detrimento da superstição e da metafísica permitiu que Darwin fosse visto como apoiando uma teoria do progresso da ciência. Foi assim que *A Origem* foi interpretada no prefácio à primeira edição de sua tradução francesa por Clémence Royer (HARVEY, 2008). Por outro lado, a perspectiva comtiana dos três estágios da história, com sua tese sobre a transcendência histórica dos períodos especulativos e metafísicos da ciência por um período final da ciência experimental regida por leis deterministas, colocava o darwinismo numa fase metafísica da filosofia natural especulativa, como expresso na citação de Claude Bernard acima.

Na Alemanha a obra de Darwin entrou numa situação social, intelectual e política complexa durante os esforços fracassados na tentativa de estabelecer uma democracia liberal em 1848. Também entrou uma cultura intelectual fortemente influenciada pelas tradições filosóficas de Kant, da *Naturphilosophie* de Schelling, do romantismo alemão e do idealismo de Fichte e Hegel (R. J. RICHARD, 2002, 2008, 2013; GLIBOFF, 2008, 2007; MULLEN, 1964). Esses fatores formavam um ambiente filosófico e político complexo no qual a perspectiva desenvolvimental da natureza de Darwin e a teoria da transformação das espécies foram rapidamente assimiladas, e também alteradas. Muitas leituras de Darwin interpretaram consequentemente seus argumentos contra um pano de fundo da filosofia da natureza de Schelling. O papel de Darwin nos debates sobre o materialismo científico foi também enfatizado pelo defensor do darwinismo na Alemanha, professor de zoologia da Universidade de Jena, Ernst Heinrich Haeckel (1834-1919). Mais do que qualquer outro, Haeckel fez do *Darwinismus* um protagonista nas polarizadas disputas políticas e religiosas da Alemanha bismarquiana (R. J. RICHARD, 2008). Em seus polêmicos escritos, como *Natürliche Schöpfungsgeschichte* [*História Natural da Criação*] (1868), *Anthropogenie* [*Antropogenia*] (1874) e *Die Welträthsel* [*Enigma do Universo*] (1895-99), Haeckel defendeu um materialismo monista em nome de Darwin e o usou como vara curta para cutucar a religião tradicional. Grande parte do conflito histórico entre as comunidades religiosas e a biologia evolutiva pode ser traçado aos escritos polêmicos de Haeckel, que apareceram em várias edições e

traduções, incluindo edições inglesas e estadunidenses lançadas nas décadas iniciais do século XX.

Voltando-se a um contexto bastante diferente, o da China, as obras de Darwin entraram nas discussões chinesas por uma rota curiosa. As discussões iniciais da teoria darwiniana foram geradas pela tradução da edição de 1839 das Palestras Romanas proferida por Thomas Henry Huxley, *Evolution and Ethics* [*Evolução e Ética*] feita pelo acadêmico Yan fu (1854-1921) que tinha descoberto o darwinismo ao ser educado no Royal Naval College em Greenwich, de 1877 a 1899. Essa tradução foi acompanhada pelos “Prolegômenos” de Huxley com um comentário extensivo de Yan Fu dando grande atenção aos escritos de Hebert Spencer. Essa tradução, publicada sob o título de *Tiānyān Lūn*, em 1898, tem sido vista como o principal veículo de introdução da obra de Darwin aos chineses (JIN, 2019a, b; YANG, 2013; PUSEY, 1983). Começando em 1902, com uma tradução parcial feita por Ma Junwu (1881-1940), um cientista chinês treinado em química e metalurgia no Japão e na Alemanha, os primeiros capítulos de *A Origem* foram disponibilizados à audiência chinesa. Na tradução inicial que Ma Junwu fez dos primeiros cinco capítulos, entre 1902 e 1906, ele modificou o texto a fim de que concordasse com o evolucionismo progressivo de Spencer e com o popular *Tiānyān Lūn* de Yan Fu. Foi apenas em setembro de 1920 que os chineses tiveram acesso à tradução completa que Ma Junwu fez da sexta edição. Essa tradução apresentava o texto de Darwin mais fielmente, incluindo uma tradução acurada das perspectivas finais de Darwin sobre a seleção natural (JIN 2019a, b). Enquanto reformador político e próximo ao reformador democrata Sun Yat-Sem (1866-1925), o interesse de Junwu por Darwin também estava envolvido na política chinesa revolucionária (JIN, 2019a).

3.2 A recepção profissional da teoria de Darwin

Nem sempre é possível distinguir as recepções “populares” de Darwin das “profissionais”. A solução mais simples é restringir essa última designação àqueles que adotaram a versão de Darwin de uma teoria geral da descendência com modificação e que tinham pesquisas profissionais e posições em instituições de ensino e sociedades científicas, aqueles que tinham grande familiaridade com a evidência empírica e com questões científicas técnicas no debate geológico dos anos de 1860, na anatomia comparada, na embriologia, na biogeografia e na teoria da classificação. Esse grupo pode, em geral, ser distinguido dos intérpretes leigos

que talvez não tenham feito distinções entre as perspectivas de Lamarck, Chambers, Schelling, Spencer e Darwin acerca do desenvolvimento histórico da vida. Isso nos dá, porém, apenas um instrumento cru de análise.

O caso de Ernst Haeckel ilustra essa imprecisão. Ele foi um professor de zoologia de ponta numa importante universidade alemã (Jena), e formou uma geração de cientistas especialistas em embriologia e história natural que tiveram grande impacto na história das ciências da vida. A partir de sua posição, Haeckel foi capaz de desenvolver o darwinismo tanto como um movimento popular de dimensões sociais e políticas, quanto como um programa de pesquisa científica que visava o estudo da morfologia e embriologia comparadas à luz da teoria geral de Darwin (R. J. RICHARDS, 1992: cap. 6, 2008, 2013; NYHART, 1995).

Se nos concentrarmos na recepção por aqueles que tinham posições profissionais nos museus, laboratórios, instituições de ensino e faziam parte de sociedades científicas de elite, a recepção de Darwin foi variada (BOWLER, 1996; HULL, 1973). Muitos membros proeminentes do círculo intelectual imediato de Darwin – Adam Sedgwick, William Whewell, Charles Lyell, Richard Owen e Thomas Huxley – tinham sido altamente críticos aos *Vestiges* de Chambers nos anos de 1840 por seu caráter especulativo e sua incompetência científica (SECORD, 2000). O próprio Darwin temia uma recepção similar e reconheceu o desafio substancial que enfrentaria para convencer esse grupo e a comunidade científica mais ampla com a qual ele interagira e se correspondia frequentemente. Com esse grupo seu sucesso foi apenas parcial.

Os estudos históricos têm revelado que os membros das elites científicas muito raramente aceitaram e desenvolveram as teorias de Darwin do modo exato como foram apresentadas em seus textos. Os estudos estatísticos sobre a recepção de Darwin pela comunidade científica na Inglaterra na década imediata à publicação de *A Origem* têm mostrado uma imagem complicada na qual não houve nem uma ampla conversão da comunidade científica às perspectivas de Darwin, nem uma estratificação geracional clara entre jovens convertidos e a velha resistência, contrário às previsões de Darwin no capítulo final de *A Origem* (HULL *et al.*, 1978). Esses estudos também revelam uma disposição distinta dentro da comunidade científica para separar a aceitação da afirmação mais geral de Darwin sobre a descendência com modificação das espécies a partir de ancestrais comuns do endosso de sua explicação de tal descendência através da ação da seleção natural (BOWLER, 1983, 2013a). De acordo com a análise lakatosiana dos “programas de pesquisa” das teorias científicas em sua extensão histórica, podemos distinguir um “núcleo

duro” de suposições centrais definidoras, um “cinturão protetor” de hipóteses auxiliares que protegem esse núcleo duro das refutações, e uma “heurística positiva” de aplicações de pesquisa que estão sujeitas à revisão continuada e até mesmo à refutação (LAKATOS, 1970). Com essas distinções em mente, é difícil dizer que algo além da crença na descendência a partir de um ancestral comum fora amplamente mantido pela comunidade científica internacional no “núcleo duro” no período entre 1870-1930. Isso quer dizer que o impacto histórico das teorias de Darwin sobre a comunidade científica profissional tem de considerar importantes desvios de suas próprias formulações (BOWLER, 1983, 2003).

O papel atribuído à variação individual normal e suas causas é de importância crucial para a análise da recepção complexa de Darwin pelos profissionais. Na apresentação pública inicial de sua teoria, Darwin tinha confiado na afirmação nova de que variações individuais ínfimas – o tipo de diferenças consideradas pela tradição anterior como meramente “acidental” – formava a matéria prima sobre a qual, pela adição ilimitada através da ação da seleção natural, grandes mudanças poderiam ser produzidas suficientes para explicar a origem e as diferenças subsequentes em todas as formas de vida ao longo do tempo. Darwin, porém, não especificou as causas dessa variação, nada além de algum efeito ambiental sobre os órgãos sexuais. A variação foi apresentada em *A Origem* com o enunciado de que “as leis que regem a hereditariedade são completamente desconhecidas” (DARWIN, 1859, p. 13). Ao manter-se comprometido com o gradualismo da geologia lyeliana, Darwin também rejeitou o papel de grandes “alterações⁴⁷” ou outras fontes de mudança descontínua nesse processo.

Como os críticos voltaram seus ataques à afirmação de que tais microdiferenças entre os indivíduos poderiam ser acumuladas ao longo do tempo sem que houvesse um limite natural, Darwin começou uma série de modificações e revisões de sua teoria através de extenso diálogo com seus críticos que podemos acompanhar nas revisões do texto de *A Origem*. Na quarta edição, de 1866, por exemplo, Darwin inseriu a afirmação de que o gradualismo contínuo ilustrado por seu diagrama ramificado estava equivocado e que a mudança transformativa não necessariamente

⁴⁷ N.T.: Sport, no original. Darwin usa a expressão *sporting plants* que se refere às plantas “nas quais se vê surgir repentinamente um único broto com características novas e, às vezes, completamente diferentes dos outros brotos na mesma planta”.

acontecendo de modo contínuo. “É bem mais provável que cada forma continue inalterada por longos períodos, e, só então, sofra modificação” (1866, p. 132; PECKHAM, 1959 [2006, p. 231]). Esse modelo mudança-estase-mudança permitia presumivelmente que a variação se estabilizasse por um período de tempo por volta de um valor médio a partir do qual uma mudança adicional pudesse então ocorrer. Tal modelo, porém, presumivelmente necessitava de ainda mais tempo do que os multimilhões de anos pressupostos na apresentação original da teoria.

As dificuldades nos argumentos de Darwin que emergiram por volta de 1866 foram enfatizados numa crítica extensa e forte feita em 1867 pelo engenheiro escocês Henry Fleeming Jenkin (1833-85) (chamado comumente de Fleeming Jenkin). Usando um argumento anteriormente utilizado por Charles Lyell na década de 1830 contra Lamarck, Fleeming Jenkin citou evidência empírica de cruzamento doméstico que sugeria uma limitação clara no grau de variação, negando por isso que a seleção sobre tal pudesse assumir as dimensões supostas por Darwin (FLEEMING JENKIN, 1867; HOQUET, 2013). Através de um argumento matemático um tanto vago, Fleeming Jenkin argumentou que os efeitos do intercruzamento levariam continuamente a desvios dos valores médios dos caracteres e fariam com que a variação numa população tendesse a retornar aos valores médios ao longo do tempo. Para Fleeming Jenkin a confiança que Darwin depositava no desvio aditivo contínuo seria enfraquecida por esse argumento; somente uma mudança mais dramática e descontínua – algo que Darwin explicitamente rejeitava – poderia dar conta da origem de novas espécies.

Fleeming Jenkin também argumentou que o tempo necessário à teoria de Darwin era simplesmente inadequado com base em cálculos físicos da provável idade da terra apresentados pelo mentor de Fleeming Jenkin, o físico de Glasgow William Thompson (LORD KELVIN, 1824-1907; BURCHFIELD, 1975). Com base nos argumentos físicos quantitativos de Thompson, Fleeming Jenkin julgou que o tempo desde a origem do sistema solar fosse insuficiente para que a teoria gradualista da transformação das espécies de Darwin fosse verdadeira. O argumento múltiplo de Jenkin apresentou dificuldades consideráveis a Darwin, preparando o cenário para investigações empíricas mais detalhadas sobre a variação e suas causas. As dificuldades com o tempo só foram resolvidas no século XX com a descoberta da radioatividade.

Como solução à questão da variação Darwin desenvolveu a sua “hipótese provisória” da pangênese, que ele apresentou no ano seguinte ao aparecimento da resenha de Fleeming Jenkin em seu *Variation of Plants and Animals Under*

Domestication [Variação das Plantas e dos Animais através da Domesticação], em dois tomos (1868, segunda edição, 1875; OLBY, 2013). Embora essa teoria tenha sido formulada independentemente da resenha de Jenkin (OLBY, 1963), acabou por funcionar como uma resposta a ela. A teoria oferecia uma teoria causal da variação e hereditariedade através de um retorno a uma teoria do século passado que se assemelhava à teoria sobre as moléculas orgânicas, de Buffon (*vide verbete sobre o pensamento evolutivo anterior a Darwin*, seção 3.2). Suponha-se que existissem “gêmulas” materiais invisíveis dentro das células que, de acordo com a teoria, estavam sujeitas a possíveis alterações externas pelo ambiente e circunstância. As gêmulas eram então derramadas continuamente na corrente sanguínea (a hipótese do “transporte”) e reunidas pela “afinidade mútua de uma com a outra, agregando-as em gemas ou em elementos sexuais” (1875, v. 2, p. 370). Nessa forma elas eram então transmitidas – os detalhes não foram dados – pela geração sexual para a próxima geração para formar o novo organismo a partir das “unidades das quais cada indivíduo é composto” (*ibidem*). Na perspectiva de Darwin, essa hipótese unificava várias questões numa teoria causal e coerente da hereditariedade e explicava a base da variação. Também explicava como funcionaria a herança por uso e desuso, teoria que Darwin nunca abandonou.

A teoria da pangênese, embora sem uma referência específica, parece estar por trás de uma importante distinção inserida na quinta edição de *A Origem*, de 1869, em que Darwin responde diretamente às críticas de Jenkin. Em sua revisão textual Darwin distinguiu “certas variações, às quais ninguém classificaria como meras diferenças individuais” de variações comuns (1869, p. 105 [PECKHAM, 1959 [2006, p. 178-179]]). Essa revisão retirou a ênfase que Darwin tinha dado anteriormente à pequena variação individual normal, e deu um novo status àquilo que ele chamou na sexta edição, em 1872, de variações “bem típicas”. Esse tipo de variação passa então a ser o alvo primário de importância evolutiva, tendo presumivelmente uma maior probabilidade de ser transmitida à prole, embora os detalhes não sejam claros. Nessa forma a variação poderia presumivelmente ser mantida numa população contra a tendência de ser suplantada pelo intercruzamento. A briga de Darwin com essas questões definiu um conjunto de problemas com os quais os cientistas da vida britânicos tiveram de lidar até os anos de 1930. Os debates sobre a variação colocaram o darwinismo em uma postura defensiva, forçando seus defensores a fazer grandes revisões no programa de pesquisa darwinista (GAYON, 1998; VORZIMMER, 1970). O longo período entre 1870 e 1930, às vezes caracterizado como o “eclipse do darwinismo”, ou pelo menos da teoria da seleção natural, foi o resultado desses debates (BOWLER 1983, 2013a).

4 A evolução humana e *A Descendência do Homem*

4.1 A gênese de *A Descendência*

Darwin tinha mantido suas conclusões sobre a evolução humana nos bastidores, ao passo que a defesa de sua teoria geral era conduzida por defensores tão diversos quanto Thomas Henry Huxley (1825-95) na Inglaterra, Asa Gray (1810-1888) nos Estados Unidos e Ernst Haeckel (1834-1919) na Alemanha. A própria posição de Darwin sobre a “questão humana” permanecera pouco clara, e a retórica usada por ele em *A Origem* situando-a dentro da tradição da criação divina pela lei secundária – captada nas citações iniciais de William Whewell e Francis Bacon, mantidas em todas as edições – permitia a muitos que o vissem, pelo menos antes de 1871, como alguém mais aberto às perspectivas religiosas do que alguns de seus popularizadores.

Foi em fevereiro de 1867 que Darwin decidiu extrair material de seu massivo manuscrito do *Variation of Plants and Animals Under Domestication* e criar um “pequeno volume, ‘um ensaio sobre a origem da humanidade’” (Darwin a Hooker, 8 de fevereiro de 1867 e CD a Turner, 11 de fevereiro de 1867, BURKHARDT *et al.*, 2006, cap. 15, p. 74, 80). Nesse período ele também enviou um questionário a vários correspondentes pedindo informação sobre a expressão das emoções em humanos. Isso acabou se tornando um grande projeto no qual ele se engajou profundamente com as implicações da sua teoria para a ética, escrevendo a Asa Gray que “as dificuldades do senso moral tem [sic] me dado muito trabalho” (CD a Gray, 15 de março de 1870, BURKHARDT *et al.*, 2010, cap. 18, p. 68). Isso acabou por se tornar uma obra em dois volumes que, na época, foi enviada ao editor em junho de 1870. Nessa época ele também tinha separado uma seção do manuscrito de *Variation* que viria a se tornar o *The Expression of the Emotions in Man and the Animals* [A expressão das emoções no homem e nos animais], publicado em 1872.

4.2 A recepção de *A Descendência*

A publicação dupla de *Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* [A Descendência do Homem e a Seleção em relação ao Sexo] (1871) e *Expression*

of the Emotions (1872) foi um divisor de águas na recepção pública das perspectivas de Darwin (RADICK, 2013). Embora Darwin já tivesse desenvolvido muitas de suas opiniões sobre a evolução humana nos Cadernos “M” e “N” de 1838-40, o conhecimento público das conclusões de Darwin sobre a evolução humana repousava numa frase vaga de *A Origem. A Descendência*, contudo, tornou pública as suas conclusões mais radicais, fazendo parecer a muitos de seus leitores, mesmo aqueles anteriormente simpáticos a *Origem*, que ele tinha embarcado nas forças materialistas e antirreligiosas capitaneadas por gente como o fisiologista alemão Friederich Ludwig Büchner (1824-1899), o fisiologista holandês Jacob Moleschott (1822-93), o socialista e divulgador de Darwin na Inglaterra Edward Aveling (1849-98) e o zoólogo alemão Ernst Haeckel. Embora a questão da evolução humana já tenha sido abordada em parte por Thomas Huxley em *Man's Place in Nature* [*O lugar do homem na natureza*], de 1863, por Charles Lyell, no mesmo ano, em seu *Geological Evidences of the Antiquity of Man* [*Evidências geológicas da antiguidade do homem*], por Alfred Russel Wallace em artigos em 1864 e 1870 (WALLACE, 1864, 1870 e online) e por Haeckel em seu *Natürliche Schöpfungsgeschichte* [*História natural da criação*] de 1868, esses autores ou não trataram das questões amplas quanto à inclusão dos seres humanos no processo evolutivo (Huxley), ou enfatizaram a descontinuidade moral e mental entre humanos e animais (Lyell, Wallace). Apenas Haeckel tinha esboçado uma concepção redutiva mais geral da humanidade a partir da teoria evolutiva, mas não se aventurou em questões específicas sobre ética, organização social, a origem das raças humanas e a relação das propriedades mentais humanas com as dos outros animais, todas elas tratadas em *A Descendência*. O tratado de Darwin em dois volumes apresentou, como dito por um comentador, “uma semelhança mais próxima à visão naturalista inicial de Darwin do que qualquer coisa já publicada” (DURANT, 1985, p. 294).

Ao estender a sua teoria a um domínio de questões tradicionalmente discutidas na filosofia, na teologia e na teoria social e política, Darwin fortaleceu a oposição de muitas comunidades religiosas à teoria evolutiva, embora tenhamos novamente de distinguir entre várias comunidades (ELLEGGARD, 1958, cap. 14). Tal oposição não estava baseada apenas na negação da interpretação literal das escrituras na explicação das origens da humanidade, problema que aparece de maneiras diferentes dentro de várias comunhões religiosas (HAUGHT, 2013; FINNEGAN, 2013; SWETLITZ, 2013; ARTIGAS, GLICK; MARTINEZ, 2006; MOORE, 1979). A oposição fundamental devia-se à negação das distinções entre propriedades humanas fundamentais e as propriedades dos animais, com exceção daquelas que se distinguem entre graus. Ademais, a negação aparente de algum tipo de controle

divino no processo por trás da evolução humana e o caráter não-teleológico das formulações finais da teoria da seleção natural na quinta e sexta edições de *A Origem* fortaleceram essa oposição. A adoção da expressão de Herbert Spencer “sobrevivência do mais apto” como sinônimo de “seleção natural” na quinta edição ajudou a impulsionar a oposição. Como consequência, as leituras favoráveis que muitos pensadores religiosos influentes – John Henry Newman (1801-1890) é um bom exemplo – tinham feito da edição original de *A Origem* desapareceram. A retórica de *A Descendência*, com a sua conclusão de que “o homem é descendente de um quadrupede peludo, com cauda e orelhas pontudas” (1871, v. 2, p. 389), apresentou ao público um Darwin diferente daquele que muitos tinham associado ao autor de *Journal of Researches* e às primeiras edições de *A Origem*.

Ao comparar *A Origem* com *A Descendência* é notável a forte ênfase dada à atuação do processo secundário de seleção sexual no reino animal (E. RICHARDS, 2017; R. A. RICHARDS, 2013). A seleção sexual – a seleção de fêmeas por machos ou vice-versa com propósitos reprodutivos – ganhou uma formulação geral no capítulo quatro de *A Origem*, embora tenha desempenhado um papel menor no argumento original e tenha sido rejeitada por contemporâneos como A. R. Wallace. Darwin agora desenvolvera essa forma secundária de seleção em grande detalhe como um fator na evolução que poderia até mesmo ir contra a seleção natural comum. A seleção sexual poderia ser agora usada para explicar tanto o dimorfismo sexual quanto aqueles caracteres e propriedades dos organismos – órgãos elaborados para alimentação, cores brilhantes em peixes e pássaros, e estruturas aparentemente mal-adaptativas como os grandes chifres do besouro-rinoceronte – que poderiam parecer resultados anômalos da seleção natural ordinária trabalhando para a sobrevivência ótima dos organismos na natureza. Numa extensão drástica desse princípio a seres humanos, a combinação da seleção natural e sexual é usada para explicar as origens a partir de ancestrais simiescos. Também explica o dimorfismo sexual encontrado nos seres humanos, e é o principal fator na explicação da origem das raças humanas.

4.3 A teoria ética de *A Descendência* do Homem

As muitas dimensões do darwinismo “social” que foram afetadas por *A Descendência* requerem artigos separados, assim como o impacto de *A Expressão das Emoções*, um tratado que em muitos aspectos é diferente em tom e conteúdo

de *A Descendência*. Ocorre também que muitas das implicações sociais da teoria evolutiva se devem mais à influência de Herbert Spencer do que os próprios escritos de Darwin, e é por essa razão que aquilo que tem sido chamado de “darwinismo social” pôde ser desenvolvido independentemente de Darwin (BOWLER, 2013b). Nesta subseção final, o autor focará exclusivamente em um aspecto importante desse impacto social mais amplo de *A Descendência*, o tratamento darwinista da ética. Esse exame será feito dentro de seu contexto vitoriano específico, e não à luz das discussões mais recentes sobre o altruísmo na sociobiologia contemporânea, que talvez tenha alguma filiação nessa discussão darwiniana (*vide* verbetes sobre **moralidade e biologia evolutiva**⁴⁸ e **altruísmo biológico**⁴⁹).

Como já visto na carta a Asa Gray, de março de 1870 (BURKHART *et al.*, 2010, cap. 18, p. 68), Darwin estava particularmente cauteloso com a questão da ética ao preparar *A Descendência*. A sua publicação reservou o longo capítulo três de *A Descendência* para a questão do “sentimento moral”. Ao abordar a ética “exclusivamente ao lado da história natural” (1871, v. 1, p. 71), ele ofereceu algumas inovações que não se enquadram facilmente às posições éticas padrão formuladas nas categorias familiares do utilitarismo e da herança kantiana deontológica. As conexões mais próximas talvez possam ser traçadas com certos aspectos da ética das virtudes contemporânea e alguns aspectos da teoria da lei natural, embora haja muitas diferenças específicas que impeçam a sua assimilação a essas tradições (SLOAN, 1999). As suas afinidades históricas mais próximas estão na tradição do sentimento moral escocês de Adam Smith, David Hume e particularmente nos escritos de seu parente distante, Sir James Macintosh (1765-1832) (R. J. RICHARDS, 1987, 1999, 2003).

A teoria dos sentimentos morais tradicional conecta o comportamento ético a uma propriedade inata ou instinto considerado universal nos seres humanos, muito embora dependa da educação e do cultivo a fim de que atinja a sua mais alta expressão (*vide* verbete sobre **sentimentalismo moral**⁵⁰). Essa propriedade inerente, ou “senso moral”, presumivelmente explicaria fenômenos como a consciência ética, e também ações altruísticas que não podem ser reduzidas à busca hedonista

⁴⁸ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/morality-biology/>. Acesso em: 20 fev. 2022.

⁴⁹ N.T.: Veja este volume.

⁵⁰ N.T.: Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/moral-sentimentalism/>. Acesso em: 20 fev. 2022.

pelo prazer e o afastamento da dor. Também não envolve o cálculo racional da vantagem pelo indivíduo antes de executar a ação.

A reinterpretação que Darwin fez da tradição do sentimento moral dentro de seu enquadramento evolutivo envolvia importantes transformações, todavia. O senso moral, para Darwin, derivava biologicamente por descendência a partir do instinto animal, e particularmente dos instintos sociais desenvolvidos por seleção natural. Dessa perspectiva, Darwin poderia então argumentar a favor de uma “homologia” genuína dos fundamentos éticos existente tanto em humanos quanto em animais, sendo os precursores do comportamento ético humano encontrados no comportamento de outros animais, particularmente aqueles com organização social. A seleção natural e sexual moldaram esses instintos éticos de forma a favorecer a sobrevivência do grupo ao invés do benefício individual imediato (1871, v. 1, p. 98). O comportamento ético humano está fundado, portanto, numa propriedade natural, e a ação ética pode ocorrer sem o cálculo ou a deliberação moral. Por considerar a ação ética fundada numa propriedade biologicamente inata, Darwin criticava a teoria utilitarista de John Stuart Mill devia a ela depender de hábitos adquiridos ao invés de algo presente nos humanos desde o início (1871, v. 1, n. 5, p. 71). O senso moral inato é a explicação de Darwin para o autossacrifício e outros atos altruísticos que não podem ser atribuídos à autossobrevivência individual (1871, v. 1, p. 86). Os humanos podem ser

impelidos pelo mesmo motivo instintivo que fez com que o heroico pequeno macaco americano [...] atacasse o grande e temido babuíno a fim de salvar seu cuidadores. (1871 v. 1, p. 87)

Conflitos morais são geralmente atribuídos a um conflito de instintos, sendo o mais forte dos dois instintos conflitantes favorecido pela seleção natural na medida em que favorecer o benefício do grupo (1871, v. 1, p. 84). Nos seres humanos os “Instintos Sociais que mais perduram” acabam por se sobrepor aos instintos “individuais” menos persistentes (1871, v. 1, p. 87).

A adequação do naturalismo ético evolucionista como fundamento para o realismo ético foi um ponto de divergência para os contemporâneos e sucessores de Darwin desde a publicação de *A Descendência*. Para alguns filósofos morais, Darwin simplesmente reduziu a ética a uma propriedade sujeita às tendências relativizantes da seleção natural (FARBER, 1994, cap. 5). De acordo com as críticas

filosóficas à perspectiva da Darwin, ele reduzia a ética à biologia, e, ao fazer isso, não oferecia qualquer modo de distinguir entre bens éticos de vantagens de sobrevivência. Nem mesmo para alguns dos ferrenhos defensores do darwinismo, como Thomas Huxley e Alfred Russel Wallace, a abordagem de Darwin era adequada (FARBER 1994: cap. 4). Grande parte da filosofia moral posterior estava fundada na aceitação canônica da distinção entre “ser e dever”, que foi desenvolvida a partir dessa crítica à teoria ética “evolucionista”. Tendo recebido sua expressão mais influente no *Principia Ethica* (1903) de G. E. Moore (1873-1958) – sendo um ataque à versão de Spencer da ética evolucionista –, o debate sobre a adequação da ética evolucionista ainda persiste (HAUSER, 2006; KATZ, 2000; MAIENSCHEIN; RUSE, 1999).

5 Sumário e conclusão

A historiografia adotada neste artigo rejeita um relato linear simplista do desenvolvimento da teoria darwiniana como uma história de teorias cada vez mais verdadeiras rumando a um consenso atual. Em vez disso, favorece uma análise mais complicada “dos programas de pesquisa rivais” (LAKATOS, 1970), programas que através da competição histórica têm resultado em abordagens mais adequadas da relação dos seres vivos com seu tempo histórico e processos naturais, mas que revelam a competição histórica repetida.

Questões filosóficas mais gerais associadas à teoria evolutiva – que envolvem a teleologia natural, a ética, a relação do naturalismo evolucionista com as tradições religiosas, as implicações para a relação dos seres humanos com o restante do mundo orgânico – continuam como objeto de investigação acadêmica. Caso a teoria evolutiva neo-selecionista contemporânea apresente continuidade com características seletas das teorias de Darwin, interpretações alternativas, como o movimento atual conhecido como teoria desenvolvimental evolutiva ou “evo-devo”, marcam o retorno a tradições presumivelmente descartadas dos séculos XIX e XX que consideravam essencial conectar a evolução ao desenvolvimento embrionário e aos efeitos das condições externas à hereditariedade (GILBERT, 2015; NEWMAN, 2015; LAUBICHLER; MAIENSCHEIN, 2013, 2007; GISSIS; JABLONKA, 2011; PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010; AMUNDSON, 2005; GILBERT; OPITZ; RAFF, 1996). Tais desenvolvimentos sugerem que há ainda questões teóricas substanciais em jogo que podem alterar a compreensão futura da teoria evolutiva de maneiras importantes (SLOAN; MCKENNY; EGGLESON, 2015).

Referência bibliográfica

- AMUNDSON, Ron, 2005, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139164856
- ARTIGAS, Mariano, THOMAS F. Glick, and RAFAEL A. Martínez, 2006, *Negotiating Darwin: The Vatican Confronts Evolution, 1877–1902, (Medicine, Science, and Religion in Historical Context)*, Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- BEATTY, John 1985, “Speaking of Species: Darwin’s Strategy”, in Kohn 1985a: 265–281. doi:10.1515/9781400854714.265
- BERNARD, Claude, 1865 [1957], *Introduction à l’étude de la médecine expérimentale*, Paris: J.-B. Baillière. Translated as *Introduction to the Study of Experimental Medicine*, Henry Copley Greene (trans.), New York: Dover. Translation version originally published in 1927, New York: Macmillan. [Bernard 1865 disponível online]
- BOWLBY, John, 1990, *Charles Darwin: A New Life*, New York: Norton.
- BOWLER, Peter J., 1976, *Fossils and Progress: Paleontology and the Idea of Progressive Evolution in the Nineteenth Century*, New York: Science History.
- BOWLER, Peter J., 1983, *The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades Around 1900*, Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- BOWLER, Peter J., 1990, *Charles Darwin: The Man and His Influence*, Oxford: Blackwell.
- BOWLER, Peter J., 1996, *Life’s Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life’s Ancestry, 1860–1940*, Chicago: University of Chicago Press.
- BOWLER, Peter J., 2003, *Evolution: the History of an Idea*, third edition, completely revised and expanded, Berkeley, CA: University of California Press.
- BOWLER, Peter J., 2013a, “Darwinism in Britain”, in Ruse 2013a: 218–225. doi:10.1017/CBO9781139026895.028
- BOWLER, Peter J., 2013b, *Darwin Deleted: Imagining a World Without Darwin*, Chicago: University of Chicago Press.
- BROWNE, Janet, 1995, *Charles Darwin: Voyaging*, New York: Knopf.
- BROWNE, Janet, 2002, *Charles Darwin: The Power of Place*, Princeton: Princeton University Press.

- BURCHFIELD, Joe D., 1975, *Lord Kelvin and the Age of the Earth*, Chicago: University of Chicago Press.
- BURKHARDT, Frederick et al., (eds.), 1985–, *The Correspondence of Charles Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press. 26 volumes as of October 2018.
- CHAMBERS, Robert, 1844 [1994], *Vestiges of the Natural History of Creation*, facsimile reprint of first edition, J. Secord (ed.), Chicago: University of Chicago Press. [Chambers 1844 disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, 1836–1844 [1987], *Charles Darwin's Notebooks: 1836–1844*, Paul H. Barrett, Peter J. Gautrey, Sandra Herbert, David Kohn, and Sydney Smith (eds.), Cambridge: Cambridge University Press.
- DARWIN, Charles Robert, 1856–1858 [1974], *Charles Darwin's "Natural Selection", Being the Second Part of his Big Species Book Written from 1856 to 1858*, R.C. Stauffer (ed.), 1974, Cambridge: Cambridge University Press. [Natural Selection 1974 available online]
- DARWIN, Charles Robert, 1842 [1909] [1996], "1842 Sketch On Selection Under Domestication, Natural Selection, and Organic Beings in the Wild State", in Darwin 1996: 89–99. Also in Darwin 1909: 1–53.
- DARWIN, Charles Robert, 1844a [1909] [1996], "1844 Essay: Variation of Organic Beings in the Wild State", in Darwin 1996: 99–117. Also in Darwin 1909: 55–255.
- DARWIN, Charles Robert, 1844b, *Geological Observations on the Volcanic Islands...*, London: Smith Elder and Co. [Darwin 1844b disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, *Origin 1859, On the Origin of Species By Means of Natural Selection*, London: Murray. Várias edições de *Origin* encontram-se disponíveis online. Este artigo se refere às seguintes:
- 1859, primeira edição, há um facsimile de 1964 nessa edição, Cambridge, MA: Harvard University Press. [Origin primeira disponível online]
- 1860, segunda edição, [Origin segunda edição disponível online]
- 1861, terceira edição, [Origin terceira edição disponível online]
- 1862, primeira edição francesa, *De l'origine des espèces*, Clémence Royer (trans.), Paris: Guillaumin. [Origin primeira edição francesa disponível online]
- 1866, quarta edição, [Origin quarta edição disponível online]
- 1869, quinta edição, [Origin quinta edição disponível online]
- 1872, sexta edição, [Origin sexta edição disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, *Variation 1868 [1875], The Variation of Plants and Animals Under Domestication*, two volumes. Veja a discussão sobre as edições em

- Darwin Online. 1868, primeira edição, London: John Murray. [Variation 1868 volume 1 and 1868 volume 2] 1875, segunda edição, London: John Murray. [Variation 1875 volume 1 and 1875 volume 2]
- DARWIN, Charles Robert, Descent 1871, The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, two volumes, London: John Murray. Reprinted, James Moore and Adrian Desmond, London: Penguin Classics, 2004. [Descent 1871 disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, Expression 1872, Expression of the Emotions in Man and the Animals, London: John Murray. [Expression disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, 1909, The Foundations of the Origin of Species, Two Essays Written in 1842 and 1844, Francis Darwin (ed.), Cambridge: Cambridge University Press. [Darwin 1909 disponível online]
- DARWIN, Charles Robert, 1996, On Evolution: The Development of the Theory of Natural Selection, Thomas F. Glick, and David Kohn (eds.), Indianapolis, IN: Hackett. Selections of Darwin's works.
- DEPEW, David J., 2008, "The Rhetoric of the Origin of Species", in Ruse and Richards 2008: 237–255. doi:10.1017/CCOL9780521870795.015
- DEPEW, David J. and Bruce H. WEBER, 1995, Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection, Cambridge, MA: MIT Press.
- DESMOND, Adrian J., 1984, Archetypes and Ancestors: Palaeontology in Victorian London, 1850–1875, Chicago: University of Chicago Press.
- DESMOND, Adrian J., 1989, The Politics of Evolution, Chicago: University of Chicago Press.
- DESMOND, Adrian J. and James R. MOORE, 1991, Darwin, London: Michael Joseph.
- DESMOND, Adrian J. and James R. MOORE, 2009, Darwin's Sacred Cause: How a Hatred of Slavery Shaped Darwin's Views on Human Evolution, Boston: Houghton, Mifflin, Harcourt.
- DURANT, John R., 1985, "The Ascent of Nature in Darwin's Descent of Man", in Kohn 1985a: 283–306. doi:10.1515/9781400854714.283
- ELLEGÅRD, Alvar, 1958 [1990], Darwin and the General Reader; the Reception of Darwin's Theory of Evolution in the British Periodical Press, 1859–1872, reprint of 1958 edition, Chicago: University of Chicago Press.
- ELSHAKRY, Marwa, 2013, Reading Darwin in Arabic, 1860–1950. Chicago: University of Chicago Press.
- ENGELS, Eve-Marie and Thomas F. Glick (eds.), 2008, The Reception of Charles Darwin in Europe, (The Athlone Critical Traditions Series 17), London/New

- York: Continuum.
- ERESHEFSKY, Marc (ed.), 1992, *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, Cambridge, MA: MIT Press.
- FARBER, Paul Lawrence, 1994, *The Temptations of Evolutionary Ethics*, Berkeley: University of California Press.
- FINNEGAN, Diarmid A., 2013, "Darwin and Protestantism", in Ruse 2013a: 468–475. doi:10.1017/CBO9781139026895.060
- GAYON, Jean, 1998, *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge: Cambridge University Press.
- GAYON, Jean, 2003 [2009], "From Darwin to Today in Evolutionary Biology", in Hodge and Radick 2003: 240–264, doi:10.1017/CCOL0521771978.011 and also Hodge and Radick 2009: 277–301 doi:10.1017/CCOL9780521884754.012
- GAYON, Jean, 2013, "Darwin and Darwinism in France before 1900", in Ruse 2013a: 243–249. doi:10.1017/CBO9781139026895.031
- GAYON, Jean, 2015, "What Future for Darwinism?", in Sloan, McKenny and Eggleston 2015: 404–423.
- GILBERT, Scott F., 2015, "Evolution Through Developmental Change", in Sloan, McKenny, & Eggleston 2015: 35–60.
- GILBERT, Scott F., John M. OPITZ, and Rudolf A. RAFF, 1996, "Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology", *Developmental Biology*, 173(2): 357–372. doi:10.1006/dbio.1996.0032
- GISSIS, Snait B. and Eva JABLONKA (eds.), 2011, *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology*, (Vienna Series in Theoretical Biology), Cambridge, MA: MIT Press.
- GLIBOFF, Sander, 2007, "H. G. Bronn and the History of Nature", *Journal of the History of Biology*, 40(2): 259–294. doi:10.1007/s10739-006-9114-4
- GLIBOFF, Sander, 2008, *H. G. Bronn, Ernst Haeckel, and the Origins of German Darwinism: A Study in Translation and Transformation*, Cambridge, MA: MIT Press.
- GLICK, Thomas F. (ed.), 1974 [1988], *The Comparative Reception of Darwinism*, (The Dan Danciger Publication Series), Austin, TX: University of Texas Press. New edition with new preface, Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- GLICK, Thomas F. 2013, "Darwinism in Latin America", in Ruse 2013a: 258–263. doi:10.1017/CBO9781139026895.033

- GLICK, Thomas F. and Elinor S. Shaffer (eds.), 2014, *The Literary and Cultural Reception of Charles Darwin in Europe*, (The Reception of British and Irish Authors), London: Bloomsbury.
- GRAY, Asa, 1860, "Review: The Origin of Species by Means of Natural Selection", *American Journal of Science and Arts*, series 2, 29: 153–184, written anonymously. doi:10.2475/ajs.s2-29.86.153 [Gray 1860 disponível online]
- HAECKEL, Ernst, 1868, *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, Berlin: G. Reimer. Translated as *The History of Creation*, two volumes, London: Henry S. King, 1876.
- HAECKEL, Ernst, 1874, *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen* (Anthropogeny: Or, the Evolutionary History of Man). Translated as *The Evolution of Man*.
- HAECKEL, Ernst, 1895–99, *Die Welträthsel* (Riddle of the Universe). Translated by Joseph McCabe, New York/London: Harper & Brothers, 1901.
- HAUSER, Marc D., 2006, *Moral Minds: How Nature Designed Our Universal Sense of Right and Wrong*, New York: Ecco.
- HAUGHT, John F., 2013, "Darwin and Catholicism", in Ruse 2013a: 485–492. doi:10.1017/CBO9781139026895.062
- HARVEY, Joy, 2008, "Darwin in French Dress: Translating, Publishing and Supporting Darwin in Nineteenth-Century France", in Engels and Glick 2008: 354–374.
- HERBERT, Sandra, 2005, *Charles Darwin, Geologist*, Ithaca, NY: Cornell University Press.
- HERSCHEL, John F. W., 1830 [1987], *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy*, reprint, Chicago: University of Chicago Press. [Herschel 1830 available online]
- HODGE, Jonathan [M.J.S.], 1977, "The Structure and Strategy of Darwin's 'Long Argument'", *British Journal for the History of Science*, 10(3): 237. doi:10.1017/S0007087400015685
- HODGE, Jonathan 1983a, "Darwin and the Laws of the Animate Part of the Terrestrial System (1835–1837): On the Lyellian Origins of His Zoonomical Explanatory Program", *Studies in the History of Biology*, 6: 1–106.
- HODGE, Jonathan 1983b, "The Development of Darwin's General Biological Theorizing", in D. S. Bendall, *Evolution From Molecules to Men*, Cambridge: Cambridge University Press, 43–62.
- HODGE, Jonathan 1985, "Darwin as a Lifelong Generation Theorist", in Kohn 1985a: 207–243. doi:10.1515/9781400854714.207

- HODGE, Jonathan 2003 [2009], "The Notebook Programmes and Projects of Darwin's London Years", in Hodge and Radick 2003: 40–68, doi:10.1017/CCOL0521771978.003 and in Hodge and Radick 2009: 44–72, doi:10.1017/CCOL9780521884754.003
- HODGE, Jonathan 2013a, "The Origins of the Origin", in Ruse 2013a: 64–71. doi:10.1017/CBO9781139026895.007
- HODGE, Jonathan 2013b, "Darwin's Book: On the Origin of Species", *Science and Education*, 22(9): 2267–2294. doi:10.1007/s11191-012-9544-7
- HODGE, Jonathan and Gregory Radick (eds.), 2003 [2009], *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press, doi:10.1017/CCOL0521771978. Second edition, 2009, doi:10.1017/CCOL9780521884754
- HOQUET, Thierry, 2013, "The Evolution of the Origin (1859–1872)", in Ruse 2013a: 158–164. doi:10.1017/CBO9781139026895.020
- HÖSLE, Vittorio and Christian ILLIES (eds.), 2005, *Darwinism & Philosophy*, Notre Dame, IN: University of Notre Dame Press.
- HULL, David L. (ed.), 1973, *Darwin and His Critics: The Reception of Darwin's Theory of Evolution by the Scientific Community*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- HULL, David L. 1989, *The Metaphysics of Evolution*, (SUNY Series in Philosophy and Biology), Albany, NY: State University of New York Press.
- HULL, David L. 2003 [2009], "Darwin's Science and Victorian Philosophy of Science", in Hodge and Radick 2003: 168–191, doi:10.1017/CCOL0521771978.008 and Hodge and Gregory Radick 2009: 173–196, doi:10.1017/CCOL9780521884754.008
- HULL, David L., Peter D. Tesser, and Arthur M. Diamond, 1978, "Planck's Principle", *Science*, 202(4369): 717–723. doi:10.1126/science.202.4369.717
- HUXLEY, Thomas Henry, 1863, *Evidence as to Man's Place in Nature*, London: Williams and Norgate. [Huxley 1863 available online]
- HUXLEY, Thomas Henry, 1893, "Evolution and Ethics", London: Macmillan. Romanes lecture. Reprinted in Huxley 1895.
- HUXLEY, Thomas Henry, 1895, *Evolution and Ethics and Other Essays*, London: Macmillan. Includes a "Prolegomena". Parts translated into Chinese by Yan Fu as (Tianyan lun), 1898. [Huxley 1895 disponible online] [Yan Fu translation of Huxley 1895 disponible online]
- JENKIN, H. Fleeming, 1867 [1973], "[Review] *The Origin of Species*", *The North British Review*, 46(June): 277–318. Reprinted in Hull 1973: 303–350. [Jenkin

- 1867 available online]
- JIN, Xiaoxing, 2019a, "Darwin in China, 1870–1935", Unpublished Ph.D. Thesis, University of Notre Dame.
- JIN, Xiaoxing, 2019b, "Translation and Transmutation: The Origin of Species in China", *The British Journal for the History of Science*, 52(1): 117–141. doi:10.1017/S0007087418000808
- JOHNSON, Paul, 2012, *Darwin: Portrait of a Genius*, New York: Viking.
- KATZ, Leonard D. (ed.), 2000, *Evolutionary Origins of Morality: Cross-Disciplinary Perspectives*, Exeter, UK: Imprint Academic.
- KELLY, Alfred, 1981, *The Descent of Darwin: The Popularization of Darwinism in Germany, 1860–1914*, Chapel Hill, NC: University of North Carolina Press.
- KEYNES, Richard (ed.), 2000, *Charles Darwin's Zoology Notes & Specimen Lists from H.M.S. Beagle*, Cambridge: Cambridge University Press. [Keynes 2000 disponible en ligne]
- KOHN, David (ed.), 1985a, *The Darwinian Heritage*, Princeton: Princeton University Press. doi:10.1515/9781400854714
- KOHN, David 1985b, "Darwin's Principle of Divergence as Internal Dialogue", in Kohn 1985a: 245–257. doi:10.1515/9781400854714.245
- KOHN, David 2008, "Darwin's Keystone: The Principle of Divergence", in Ruse and Richards 2008: 87–108, doi:10.1017/CCOL9780521870795.008.
- LAKATOS, Imre, 1970, "Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes", in *Criticism and the Growth of Knowledge*, Imre Lakatos and Alan Musgrave (eds.), Cambridge: Cambridge University Press, 91–196. doi:10.1017/CBO9781139171434.009
- LAUBICHLER, Manfred Dietrich and Jane Maienschein (eds.), 2007, *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution*, (Dibner Institute Studies in the History of Science and Technology), Cambridge, MA: MIT Press.
- LAUBICHLER, Manfred Dietrich and Jane Maienschein 2013, "Developmental Evolution", in Ruse 2013a: 375–382. doi:10.1017/CBO9781139026895.048
- LAURENT, Goulven (ed.), 1997, *Jean-Baptiste Lamarck: 1744–1829*, Paris: Editions du CTHS. Proceedings of the 119e congrès national des sociétés historiques et scientifiques, Amiens, 1994.
- LENNOX, James G., 1993, "Darwin Was a Teleologist", *Biology & Philosophy*, 8(4): 409–421. doi:10.1007/BF00857687
- LENNOX, James G., 2005, "Darwin's Methodological Evolution", *Journal of the History of Biology*, 38(1): 85–99. doi:10.1007/s10739-004-6511-4

- LENNOX, James G., 2007, "Darwinism and Neo-Darwinism", in *A Companion to the Philosophy of Biology*, Sarkar Sahotra and Anya Plutynski (eds.), Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 77–98. doi:10.1002/9780470696590.ch5
- LENNOX, James G., 2013, "Darwin and Teleology", in Ruse 2013a: 152–157. doi:10.1017/CBO9781139026895.019
- LEWENS, Tim, 2008, "The Origin and Philosophy", in Ruse and Richards 2008: 314–332. doi:10.1017/CCOL9780521870795.019
- LIGHTMAN, Bernard (ed.), 2015, *Global Spencerism: The Communication and Appropriation of a British Evolutionist*, Leiden: Brill. doi:10.1163/9789004264007
- LOVE, Alan C., 2002, "Darwin and Cirripedia Prior to 1846: Exploring the Origins of the Barnacle Research", *Journal of the History of Biology*, 35(2): 251–289. doi:10.1023/A:1016020816265
- LYELL, Charles, 1863, *The Geological Evidences of the Antiquity of Man*, London: John Murray. [Lyell 1863 disponível online]
- MACPHERSON, Ryan, 2015, *Debating Evolution Before Darwinism: An Exploration of Science and Religion in America, 1844–1859*, Mantako, MN: Into Your Hands Press.
- MAIENSCHIEIN, Jane and Michael Ruse (eds.), 1999, *Biology and the Foundation of Ethics*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511609077
- MALLET, James, 2013, "Darwin and Species", in Ruse 2013a: 109–115. doi:10.1017/CBO9781139026895.013
- MANIER, Edward, 1978, *The Young Darwin and His Cultural Circle: A Study of Influences Which Helped Shape the Language and Logic of the First Drafts of the Theory of Natural Selection*, Dordrecht: D. Reidel.
- MAYR, Ernst and William B. PROVINE (eds.), 1980, *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MOORE, George Edward, 1903, *Principia Ethica*, Cambridge: Cambridge University Press. [G.E. Moore 1903 disponível online]
- MOORE, James R., 1979, *The Post-Darwinian Controversies: A Study of the Protestant Struggle to Come to Terms with Darwin in Great Britain and America 1870–1900*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511622830
- MOORE, James and Adrian Desmond, 2004, "Introduction" to Charles Darwin's *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, reprint, New York: Penguin,

xi–lxiv.

- MULLEN, Pierce C., 1964, "The Preconditions and Reception of Darwinian Biology in Germany, 1800–1870", Unpublished Ph.D Dissertation, University of California, Berkeley.
- NEWMAN, Stuart A., 2015, "The Evolution of Evolutionary Mechanisms", in Sloan, McKenny, and Eggeson 2015: 61–89.
- NORMAN, David, 2013, "Charles Darwin's Geology", in Ruse 2013a: 46–55. doi:10.1017/CBO9781139026895.005
- NUMBERS, Ronald L., 1998, *Darwinism Comes to America*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- NYHART, Lynn K., 1995, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800–1900, (Science and Its Conceptual Foundations)*, Chicago: University of Chicago Press.
- OLBY, Robert C., 1963, "Charles Darwin's Manuscript of Pangenesis", *The British Journal for the History of Science*, 1(3): 251–263. doi:10.1017/S0007087400001497
- OLBY, Robert C., 2013, "Darwin and Heredity", in Ruse 2013a: 116–123. doi:10.1017/CBO9781139026895.014
- OSPOVAT, Dov, 1981, *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection*, Cambridge: Cambridge University Press.
- PANCALDI, Giuliano, 1983 [1991], *Darwin in Italia: Impresa scientifica e frontiere culturali*, (Saggi 248), Bologna: il Mulino. Translated as *Darwin in Italy: Science across Cultural Frontiers*, Ruy Brodine Morelli (trans.), Bloomington: Indiana University Press, 1991.
- PECKHAM, Morse (ed.), 1959/2006, *The Origin of Species: a Variorum Text*, Philadelphia: University of Pennsylvania Press, originally published 1959, page numbers from the 2006 edition. Covers the variations in English editions and printings from the first edition through the 1890 edition.
- PIGLIUCCI, Massimo and Gerd MÜLLER (eds.), 2010, *Evolution, the Extended Synthesis*, Cambridge, MA: MIT Press.
- PROVINE, William B., 1971, *The Origins of Theoretical Population Genetics*, Chicago: University of Chicago Press.
- PUSEY, James Reeve, 1983, *China and Charles Darwin*, (Harvard East Asian Monographs 100), Cambridge, MA: Harvard University Press.
- RADICK, Gregory, 2013, "Darwin and Humans", in Ruse 2013a: 173–181. doi:10.1017/CBO9781139026895.022

- RICHARDS, Evelleen, 2017, *Darwin and the Making of Sexual Selection*, Chicago: University of Chicago Press. doi:10.7208/chicago/9780226437064.001.0001
- RICHARDS, Richard A., 2010, *The Species Problem: A Philosophical Analysis*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511762222
- RICHARDS, Richard A., 2013, "Sexual Selection", in Ruse 2013a: 103–108. doi:10.1017/CBO9781139026895.012
- RICHARDS, Robert J., 1987, *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior*, Chicago: University of Chicago Press.
- RICHARDS, Robert J., 1992, *The Meaning of Evolution: the Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*, Chicago: University of Chicago Press.
- RICHARDS, Robert J., 1999, "Darwin's Romantic Biology: The Foundation of His Evolutionary Ethics", in J. Maienschein and M. Ruse 1999 (eds.) 1999: 113–153. doi:10.1017/CBO9780511609077.007
- RICHARDS, Robert J., 2002, *The Romantic Conception of Life: Science and Philosophy in the Age of Goethe*, Chicago: University of Chicago Press.
- RICHARDS, Robert J., 2005, "Darwin's Metaphysics of Mind", in Höle and Illies 2005, 166–180.
- RICHARDS, Robert J., 2008, *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle Over Evolutionary Thought*, Chicago: University of Chicago Press.
- RICHARDS, Robert J., 2003 [2009], "Darwin on Mind, Morals and Emotions", in Hodge and Radick 2003: 92–115, doi:10.1017/CCOL0521771978.005 and Hodge and Radick 2009: 96–119, doi:10.1017/CCOL9780521884754.005
- RICHARDS, Robert J., 2013, "The German Reception of Darwin's Theory, 1860–1945", in Ruse 2013a: 235–242. doi:10.1017/CBO9781139026895.030
- RICHARDS, Robert J. and Michael Ruse, 2016, *Debating Darwin*, Chicago: University of Chicago Press.
- RUSE, Michael, 1975, "Darwin's Debt to Philosophy: An Examination of the Influence of the Philosophical Ideas of John F. W. Herschel and William Whewell on the Development of Charles Darwin's Theory of Evolution", *Studies in the History and Philosophy of Science*, 6: 159–181.
- RUSE, Michael, 1979, *The Darwinian Revolution: Science Red in Tooth and Claw*, Chicago: University of Chicago Press.
- RUSE, Michael, 2008, "The Origin of the Origin", in Ruse and Richards 2008: 14–14. doi:10.1017/CCOL9780521870795.003

- RUSE, Michael, 2009a, *Defining Darwin: Essays on the History and Philosophy of Evolutionary Biology*, Amherst, MA: Prometheus Books.
- RUSE, Michael, 2009b, *Philosophy After Darwin: Classic and Contemporary Readings*, Princeton: Princeton University Press.
- RUSE, Michael (ed.), 2013a, *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139026895
- RUSE, Michael, 2013b, "Evolution before Darwin", in Ruse 2013a: 39–45. doi:10.1017/CBO9781139026895.004
- RUSE, Michael, 2013c, "The Origin of Species", in Ruse 2013a: 95–102. doi:10.1017/CBO9781139026895.011
- RUSE, Michael and Robert J. Richards (eds.), 2008, *The Cambridge Companion to the "Origin of Species"*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CCOL9780521870795
- SECORD, James A., 2000, *Victorian Sensation: The Extraordinary Publication, Reception, and Secret Authorship of Vestiges of the Natural History of Creation*, Chicago: University of Chicago Press.
- SHEN, Vincent, 2016, "Translation and Interpretation: the Case of Introducing Darwinian Evolutionism into China", *Universitas: Monthly Review of Philosophy and Culture*, 43: 3–25.
- SLOAN, Phillip R., 1985, "Darwin's Invertebrate Program, 1826–1836: Preconditions for Transformism", in Kohn 1985a: 71–120. doi:10.1515/9781400854714.71
- SLOAN, Phillip R., 1986, "Darwin, Vital Matter, and the Transformism of Species", *Journal of the History of Biology*, 19(3): 369–445. doi:10.1007/BF00138286
- SLOAN, Phillip R., (ed.), 1992, *Richard Owen's Hunterian Lectures, May–June 1837*, Chicago: University of Chicago Press.
- SLOAN, Phillip R., 1995, "The Gaze of Natural History", in *Inventing Human Science: Eighteenth Century Domains*, Christopher Fox, Roy Porter, and Robert Wokler, (eds.), Berkeley: University of California Press, 112–151.
- SLOAN, Phillip R., 1997, "Lamarck in Britain: Transforming Lamarck's Transformism", in Laurent 1997: 667–687.
- SLOAN, Phillip R., 1999, "From Natural Law to Evolutionary Ethics in Enlightenment French Natural History", in Maienschein and Ruse 1999: 52–83. doi:10.1017/CBO9780511609077.004
- SLOAN, Phillip R., 2001, "'The Sense of Sublimity': Darwin on Nature and Divinity", *Osiris*, 16: 251–269. doi:10.1086/649347

- SLOAN, Phillip R., 2003, "Whewell's Philosophy of Discovery and the Archetype of the Vertebrate Skeleton: The Role of German Philosophy of Science in Richard Owen's Biology", *Annals of Science*, 60(1): 39–61. doi:10.1080/713801780
- SLOAN, Phillip R., 2006, "Kant on the History of Nature: The Ambiguous Heritage of the Critical Philosophy for Natural History", *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 37(4): 627–648. doi:10.1016/j.shpsc.2006.09.003
- SLOAN, Phillip R., 2007, "Kant and British Bioscience", in *Understanding Purpose: Kant and the Philosophy of Biology*, (NAKS Studies in Philosophy 8), Philippe Huneman (ed.), Rochester, NY: University Rochester Press, 149–171.
- SLOAN, Phillip R., 2003 [2009], "The Making of a Philosophical Naturalist", in Hodge and Radick 2003: 17–39, doi:10.1017/CCOL0521771978.002 and Hodge and Radick 2009: 21–43, doi:10.1017/CCOL9780521884754.002
- SLOAN, Phillip R., 2008, "Originating Species: Darwin on the Species Problem", in Ruse and Richards 2008: 67–86. doi:10.1017/CCOL9780521870795.007
- SLOAN, Phillip R., 2013, "The Species Problem and History", *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 44(2): 237–241. doi:10.1016/j.shpsc.2013.01.001
- SLOAN, Phillip R., Gerald P McKenny, and Kathleen Eggleston (eds.), 2015, *Darwin in the Twenty-First Century: Nature, Humanity, and God*, Notre Dame, IN: University of Notre Dame Press.
- SMOCOVITIS, Vassiliki Betty, 1996, *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- SOBER, Elliott, 1984, *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, Cambridge, MA: MIT Press.
- SPENCER, Herbert, 1864, *Principles of Biology*, London: Williams and Noegate. [Spencer 1864 disponível online]
- STAMOS, David N., 2003, *The Species Problem: Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*, Lanham, MA: Lexington Books.
- STAMOS, David N., 2007, *Darwin and the Nature of Species*, Albany, NY: State University of New York Press.
- STOTT, Rebecca, 2004, *Darwin and the Barnacle*, New York: Norton.
- SWETLITZ, Marc, 2013, "Judaism, Jews, and Evolution", in Ruse 2013a: 493–498. doi:10.1017/CBO9781139026895.063
- TENNYSON, Alfred, 1850, *In Memoriam A.H.H.*, London: Edward Moxon.

- THEUNISSEN, Bert, 2013, "The Analogy between Artificial and Natural Selection", in Ruse 2013a: 88–94. doi:10.1017/CBO9781139026895.010
- TODES, Daniel Philip, 1989, *Darwin Without Malthus: the Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought*, New York and Oxford: Oxford University Press.
- VELASCO, Joel D., 2013, "The Tree of Life", in Ruse 2013a: 340–345. doi:10.1017/CBO9781139026895.043
- VORZIMMER, Peter J., 1970, *Charles Darwin, The Years of Controversy: The Origin of Species and Its Critics, 1859–1882*, Philadelphia: Temple University Press.
- WALLACE, Alfred W., 1864, "The Origin of Human Races and the Antiquity of Man Deduced from the Theory of 'Natural Selection'", *Journal of the Anthropological Society of London*, 2: clviii–clxxxvii. doi:10.2307/3025211
- WALLACE, Alfred W., 1870, *Contributions to the Theory of Natural Selection: A Series of Essays*, London: Macmillan.[Wallace 1870 disponível online]
- WATERS, C. Kenneth, 2003 [2009], "The Arguments in the Origin of Species", in Hodge and Radick 2003: 116–140, doi:10.1017/CCOL0521771978.006 and Hodge and Radick 2009: 120–144, doi:10.1017/CCOL9780521884754.006
- WHEWELL, William, 1837, *History of the Inductive Sciences, from the Earliest to the Present Times*, three volumes, London: Parker.
- WHEWELL, William, 1840, *The Philosophy of the Inductive Sciences*, London: Parker. [Whewell 1840 disponível online]
- WHEWELL, William, 1858, *Novum Organon Renovatum, Being the Second Part of the Philosophy of the Inductive Sciences*, third edition, London: Parker. [Whewell 1858 disponível online]
- WILKINS, John S., 2009, *Species: a History of the Idea*, Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- WILSON, Catherine, 2006, "Kant and the Speculative Sciences of Origins", in *The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy*, Justin E. H. Smith (ed.), Cambridge: Cambridge University Press, 375–401. doi:10.1017/CBO9780511498572.017
- YANG Haiyan, 2013, "Encountering Darwin and Creating Darwinism in China", in Ruse 2013a: 250–257. doi:10.1017/CBO9781139026895.032
- YOUNG, Robert M., 1985, *Darwin's Metaphor: Nature's Place in Victorian Culture*, Cambridge: Cambridge University Press.
- ZAMMITO, John H., 2018, *The Gestation of German Biology: Physiology and Philosophy from Stahl to Schelling*, Chicago: University of Chicago Press.

Recursos online

The Complete Works of Charles Darwin Online, maintained by John van Wyhe, Cambridge University Library. In particular note the Darwin Papers & Manuscripts section

Darwin Manuscripts Project, maintained by David Kohn in cooperation with the American Museum of Natural History Research Library.

Darwin Correspondence Project, University of Cambridge.

Letter to Charles Lyell, 28 September 1860, DCP-LETT-2931

Letter from J.D. Hooker, 8 February 1867, DCP-LETT-5395

Letter to William Turner, 11 February 1867, DCP-LETT-5398

Letter to Asa Gray, 15 March 1870, DCP-LETT-7132

GHISELIN, Michael T., 2009, Darwin: A Reader's Guide [PDF], Occasional Papers of the California Academy of Sciences 155.

The Huxley File, maintained by Charles Blinderman and David Joyce (Clark University).

Works by Ernst Heinrich Haeckel, Project Gutenberg.

Carl Linnaeus, Botanical History, article by Louise Petrusson, hosted by the Swedish Museum of Natural History.

Wallace Online, maintained by John van Wyhe, Cambridge University Library.

Darwinismo*

Autoria: James Lennox
Tradução: L. H. Marques Segundo
Revisão: Cássia R. Araújo

O darwinismo designa uma forma distinta de explicação evolutiva da história e da diversidade da vida na terra. Sua formulação original apareceu na primeira edição de *On the Origin of Species* [*A Origem das Espécies*] em 1859. Este verbete formula inicialmente o “darwinismo de Darwin” em termos de cinco temas filosoficamente distintos: (i) probabilidade e acaso, (ii) a natureza, o poder e o escopo da seleção, (iii) adaptação e teleologia, (iv) nominalismo vs. essencialismo sobre as espécies e (v) o tempo e o modo da mudança evolutiva. Tanto Darwin quanto seus críticos reconheceram que a sua abordagem à evolução fosse distinta em cada um desses tópicos; e é ainda verdade que, embora o darwinismo tenha se desdobrado em caminhos nunca antevistos pelo próprio Darwin, seus proponentes e críticos continuam a diferenciá-lo de outras abordagens na biologia evolutiva tendo em vista esses cinco temas.

*LENNOX, J. Darwinism. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Fall Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2019. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/fall2019/entries/darwinism/>. Acesso em: 03 mar. 2022. The following is the translation of the entry on Darwinism by James Lennox, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/fall2019/entries/darwinism/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/darwinism/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

1 Introdução

As teorias científicas são entidades históricas. Os indivíduos e os documentos centrais que são as fontes de novas teorias – os artigos de Einstein em 1905, a *De Revolutionibus* de Copérnico, de 1539, o *On the Origin of Species* de Darwin – são geralmente identificáveis. Às vezes, embora nem sempre, a teoria tende a ser nomeada popularmente por causa do autor desses documentos seminais, como no caso do darwinismo.

Mas como toda entidade histórica, as teorias passam por mudanças ao longo do tempo. Na verdade, uma teoria científica poderia passar por mudanças tão significativas que a **única** razão para continuarmos a chamá-la de tal modo é porque identificamos a sua linhagem e o seu ancestral. Definitivamente **não** foi isso o que aconteceu com o darwinismo. Como disse Jean Gayon:

A relação Darwin/darwinismo é em certos aspectos uma relação causal, no sentido de que Darwin influenciou os debates que se seguiram a ele. Mas há algo mais: um tipo de isomorfismo entre o darwinismo de Darwin e o darwinismo histórico. É como se a própria contribuição de Darwin tivesse determinado o desenvolvimento conceitual e empírico da biologia evolutiva desde sempre. (GAYON, 2003, p. 241)

O darwinismo identifica um conjunto central de conceitos, princípios e máximas metodológicas que foram inicialmente articuladas e defendidas por Charles Darwin e que continuam a ser identificadas com certa abordagem de problemas evolutivos⁵¹. Precisaremos começar, portanto, com o darwinismo de Darwin tal

⁵¹ Assim descrito, o darwinismo não denota exatamente uma teoria no sentido de uma “tradição de pesquisa” (LAUDAN, 1976) ou de uma “prática científica” (KITCHER, 1993); isto é, em determinado período de sua história o darwinismo consistiu de uma família de teorias ligadas por uma ontologia, metodologia e objetivos comuns; e, ao longo do tempo, consistiu de uma linhagem de tais teorias. A palavra “teoria” acima está sendo usada no sentido bastante amplo segundo o qual, desde muito cedo em seus cadernos de anotações, Darwin dizia “minha teoria”.

como articulado em *On the Origin of Species* em 1859. Examinaremos em seguida esses mesmos temas tal como têm sido discutidos pelos biólogos evolucionistas e pelos filósofos da biologia dos primórdios da síntese neodarwinista até o presente.

Charles Darwin não foi um filósofo, não no sentido atual do termo, embora fosse frequentemente descrito como tal durante sua vida⁵². Não obstante, a uma enciclopédia de filosofia o que interessa é uma discussão sobre o impacto da filosofia no darwinismo de Darwin, e o impacto do darwinismo de Darwin nos tópicos que, tanto ele quanto nós, consideramos filosóficos. O nosso foco será no impacto das discussões filosóficas sobre a natureza da ciência na época de Darwin, sobre a pesquisa científica, o pensamento e os escritos do próprio Darwin; e sobre o impacto dessa pesquisa, pensamento e escrita na filosofia. A dedicação a tal arqueologia filosófica parte da convicção de que a aplicação legítima do conceito de darwinismo hoje em dia se deve a um conjunto de princípios, tanto científicos quanto filosóficos, que foram articulados por Darwin e que ainda são compartilhados amplamente por aqueles que se autodenominam “darwinistas” ou “neo-darwinistas”.

2 Darwin e o darwinismo

2.1 A vida de Darwin

Charles Darwin nasceu em 12 de fevereiro de 1809 e morreu em 18 de abril de 1882. Esse foi um tempo de mudanças radicais na cultura britânica, e seus precedentes familiares o puseram no meio dessas mudanças. Seu avô, Erasmus Darwin, foi um médico próspero e altamente respeitado que vivia no oeste da Inglaterra, ao sul de Birmingham. Ele também foi um defensor radical das ideias iluministas acerca da igualdade e liberdade humanas, incluindo a liberdade para se expressar livremente sobre a existência de Deus e sobre as origens naturais das criaturas da terra. Ele escreveu diversas obras populares sobre história natural, algumas em verso, nas quais defendia ideias sobre o progresso que incluíam

⁵² A palavra “cientista” foi cunhada por William Whewell ainda durante a vida de Darwin, embora poucos dos contemporâneos de Darwin tenham se apropriado dela.

especulações evolutivas sobre desenvolvimento das coisas vivas a partir de seu início primordial.

Erasmus Darwin foi membro fundador de um grupo informal de livres pensadores autointitulado Lunar Society⁵³, que se encontrava regularmente em Birmingham para discutir tudo, das mais recentes ideias filosóficas e científicas aos últimos avanços da tecnologia e da indústria. Faziam parte da sociedade James Watt, Joseph Priestly e o outro avô de Darwin, Josiah Wedgwood. Wedgwood, assim como Erasmus Darwin, vivia em Staffordshire e estava transformando a produção de cerâmica da família num grande negócio industrial através da aplicação das novas ideias científicas e tecnológicas à produção de porcelana. As inclinações religiosas do grupo eram “não conformistas” e incluíam vários unitaristas, uma seita a qual Erasmus Darwin chamava de “colchão para amortecer um cristão em queda”. Vistos com suspeita pelos conservadores da alta igreja, eles promoviam ativamente na Grã-Bretanha as ideias políticas, científicas e filosóficas revolucionárias que circulavam pela Europa e pelas Américas. Muitos deles tinham passado considerável tempo em Edimburgo, Escócia, absorvendo ideias iluministas.

Sob essas circunstâncias não é surpreendente que Robert Darwin, o pai de Charles, seguisse os passos de seu pai e se tornasse um médico, e nem que ele terminasse se casando com Susannah Wedgwood, sabidamente a filha preferida de Josiah. Engajada política e filosoficamente, Susannah cuidou de organizar a educação de seus filhos na cidade de Shrewsbury, onde ela e Robert firmaram residência. Ela enviou seus filhos a uma escola diurna dirigida por um ministro unitarista, o Reverendo George Case; foi lá que Charles começou a sua educação. Infelizmente, Susannah morreu em 1817, quando Charles só tinha oito anos, e seu pai então o transferiu para a Escola de Shrewsbury, dirigida pelo Dr. Samuel Butler, avô do romancista (e, às vezes, satirista da obra de Darwin) de mesmo nome. “Nada poderia ter sido pior ao desenvolvimento de minha mente do que a escolha do Dr. Butler”, disse Charles na autobiografia escrita à sua família; sempre que podia ele escapava de volta para casa.

Seus irmãos mais velhos tomavam conta dele sob os olhos atentos do Doutor. Suas primeiras cartas indicam que ele e seu irmão, Erasmus, eram entusiasmados químicos amadores, e após a partida de seu irmão para Cambridge,

⁵³ Uma abordagem interessante à cultura dos principais membros desse grupo pode ser encontrada em UGLOW 2002.

suas cartas estavam frequentemente cheias de possíveis experimentos, pedidos de compras de substâncias químicas e equipamento para seu “laboratório”, além de discussões das descobertas mais recentes. Essa paixão era tão notável que seus colegas de turma o apelidaram de Gás. Durante o verão ele ajudava seu pai em suas visitas aos pacientes e quando tinha apenas 16 anos seu pai o enviara a Edimburgo, na companhia do irmão, para a melhor formação médica que a Grã-Bretanha podia oferecer. Erasmus precisou se mudar de Cambridge para terminar a formação em medicina, e o jovem Charles precocemente foi tirado da Escola de Shrewsbury a fim de acompanhar seu irmão a Edimburgo, aparentemente sendo preparado para seguir os passos do pai e do avô na medicina. Os dois irmãos chegaram a Edimburgo em outubro de 1825. Erasmus foi embora depois de seu primeiro ano, deixando seu irmão só durante seu segundo ano em Edimburgo.

Em seu íntimo Darwin já tinha decidido não praticar a medicina. Mas a sua séria inclinação à ciência foi consideravelmente reforçada em Edimburgo; tanto pelas ótimas aulas de química, geologia e anatomia, quanto pela orientação do Dr. Robert Grant. Grant certamente sabia que o jovem Charles era neto de Erasmus Darwin; Grant comungava das ideias evolucionistas de Jean-Baptiste Lamarck e do avô de Charles. Mas seu primeiro presente a Charles foi tê-lo apresentado à anatomia dos invertebrados marinhos e o uso do microscópio como ferramenta científica e de auxílio na dissecação de criaturas extremamente pequenas dragadas do estuário do rio Forth. Darwin juntou-se a uma sociedade científica de Edimburgo, a Plinian Society, da qual Grant era membro proeminente, e apresentou duas conferências relatando suas descobertas feitas enquanto trabalhava com Grant. Esse interesse nos invertebrados marinhos seria uma longa obsessão, cujo ápice foi sua contribuição, em quatro volumes, à sistemática e anatomia comparada dos cirrípedes ou “cracas” vivos e fósseis (BARRETT; FREEMAN, 1988, vols. 11-13).

Depois de finalmente contar a seu pai sobre seu desinteresse pela medicina, ele se matriculou no Christ College, na Universidade de Cambridge, para uma graduação em *Divinity*⁵⁴, colando grau em janeiro de 1831. Assim como na Escola de Shrewsbury e em Edimburgo, seu curso oficial teve pouquíssimo impacto sobre ele, embora em sua estadia em Cambridge tenha feito amizade com dois jovens homens que tentavam instituir sérias reformas no currículo de ciências naturais de Cambridge, o Reverendo

⁵⁴ N.T.: Equivalente à graduação em teologia.

John Henslow, treinado em botânica e mineralogia, e o Reverendo Adam Sedgwick, um membro de proa da incipiente comunidade dos geólogos. Henslow e sua esposa trataram Darwin quase que como um filho; e foi através de Henslow que Darwin conheceu os homens cujas ideias eram naquele momento debatidas na geologia e na história natural, e também os homens que deram os primeiros passos nos fundamentos históricos e filosóficos da ciência enquanto disciplina autônoma, Sir John Herschel e o Reverendo William Whewell. Como ele escreveu em sua autobiografia:

Durante meu último ano em Cambridge li com cuidado e profundo interesse a *Personal Narrative* [Narrativa Pessoal] de Humboldt. Essa obra, juntamente com a *Introduction to the Study of Natural Philosophy*⁵⁵ [Introdução ao Estudo da Filosofia Natural], de Sir J. Herschel, despertou em mim um enorme entusiasmo em contribuir, ainda que modestamente, à nobre estrutura da Ciência Natural. Nenhum livro me influenciou mais do que esses dois.

Na próxima seção discutiremos a influência das ideias filosóficas de Herschel e Lyell em Darwin.

Dando continuidade ao treinamento científico de Darwin, Adam Sedgwick, em duas ocasiões, levou Darwin a visitas geológicas mais longas na Inglaterra e no País de Gales. Além disso, Darwin e um primo seu, William Darwin Fox, um ano à sua frente em Cambridge, transformaram aquilo que começou como uma paixão amadora por colecionar besouros na séria entomologia.

2.2 O darwinismo de Darwin

Os mentores de Darwin em Edimburgo e Cambridge moldaram decisivamente suas atitudes filosóficas e sua carreira científica. Foi Henslow quem colocou Darwin

⁵⁵ Isto é, *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy* [Discurso Preliminar ao Estudo da Filosofia Natural], inicialmente o volume introdutório à *Cabinet Cyclopaedia* de Dionysius Lardner. Foi publicada durante o último semestre de Darwin em Cambridge.

em contato com o Capitão Fitzroy do H. M. S. Beagle. Fitzroy procurava um cavalheiro como companhia e que também pudesse coletar informação sobre geologia e história natural durante a circum-navegação do globo a que ele pretendia. A carta de Henslow a Darwin perguntando sobre seu interesse em ser recomendado ao posto chegou à residência de Darwin, em Mount, enquanto Charles Darwin estava em uma expedição geológica no norte do País de Gales com Adam Sedgwick. Depois de convencer seu pai, Darwin se ofereceu e foi aceito ao posto.

A combinação da meticulosa observação de campo, da coleção e experimentação, das anotações, da leitura e reflexão durante aquilo que se tornara uma jornada de cinco anos a bordo do Beagle cruzando diversos ambientes terrestres ao longo do globo determinou seu caminho pelo resto de sua vida. Durante a viagem ele leu e releu o recentemente publicado *Principles of Geology* [*Princípios de Geologia*] de Charles Lyell, uma obra em três tomos que articulava uma perspectiva filosófica rigorosa da ciência empírica histórica orientada em torno de cinco ideias centrais:

- 1 O geólogo investiga tanto as mudanças animadas quanto as inanimadas que ocorreram durante a história da terra.
- 2 Suas principais tarefas são desenvolver um registro preciso e compreensivo dessas mudanças, resumir esse conhecimento em leis gerais e procurar por suas causas.
- 3 Essa procura tem de se limitar a causas que possam ser empiricamente estudadas – as causas “atualmente em operação”, como disse Lyell no subtítulo de seus *Principles*.
- 4 Os registros ou “monumentos” do passado da terra indicam um processo constante da “introdução” e “extinção” de espécies; e é tarefa do geólogo procurar pelas causas dessas introduções e extinções, de acordo com as restrições em 3 acima.
- 5 A única tentativa séria de fazê-lo de acordo com a ideia de que as espécies podem sofrer “modificações indefinidas”, como em Jean Baptiste Lamarck, consiste numa falha de bases metodológicas. Toda a evidência apoia a perspectiva de que a variabilidade das espécies é limitada e que uma espécie não pode se transformar em outra.

Essa perspectiva influenciou Darwin profundamente, como ele próprio admitiu. Embora ele tenha se convencido por suas observações e leituras de que o registro fóssil e a distribuição atual das espécies só fossem possíveis graças à transformação gradual de uma espécie em outra, ele estava determinado a articular uma teoria que estivesse à altura dos princípios de Lyell. O evento crucial que o convenceu de que aquela era a obra de sua vida foi provavelmente uma visita à Cidade do Cabo, na África do Sul, durante o retorno do Beagle à Inglaterra. John F. W. Herschel estava em missão na Cidade do Cabo para fazer ao hemisfério sul aquilo que seu pai, William, fez ao norte, a saber, desenvolver um mapa celeste com os novos telescópios poderosos desenvolvidos pelo seu pai e sua tia. Como notado anteriormente, Darwin impressionara-se profundamente pelo *Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy* [*Discurso Preliminar sobre o Estudo da Filosofia Natural*] de Herschel aquando de sua publicação, um ano antes da partida do Beagle; e em seu diário pessoal ele se refere aos encontros que teve com Herschel durante a parada de uma semana na Cidade do Cabo em junho de 1836 como um dos acontecimentos mais profundos de toda a viagem. Cinco meses antes de encontrar com Darwin, Herschel tinha acabado de ler a segunda edição dos *Principles* de Lyell. Ele enviou uma longa carta a Lyell com um comentário construtivo. A carta se inicia com um elogio a Lyell por ter enfrentado a questão da “introdução de novas espécies” – que Herschel chama de “o mistério dos mistérios” – de maneira científica, e por defender que busquemos por “causas intermediárias” a fim de explicar essas “introduções” – código para as causas naturais em oposição às “miraculosas”⁵⁶. Essa parte da carta foi citada no *Bridgewater Treatise* em Charles Babbage, publicado em 1837, enquanto Darwin pelejava para desenvolver tal teoria. Depois de ler a citação de Herschel em Babbage, Darwin escreveu em seu caderno privado das “espécies”:

⁵⁶ Vale notar que no capítulo VI de seu *Preliminary Discourse* [Discurso Preliminar], um capítulo voltado à indução e à descoberta das causas, os dois primeiros grandes exemplos de Herschel foram retirados do primeiro volume dos *Principles of Geology* de Lyell, que fora publicado em 1830, o mesmo ano de *Preliminary Discourse*. Vale também notar que a obra de Lyell é, antes de tudo, uma defesa de um novo **método** na geologia, um novo conjunto de **princípios** para essa ciência em desenvolvimento. Assim, o trabalho de Lyell é tratado como exemplar em um tratado de filosofia da ciência (como poderíamos chamar), e sua influência sobre Darwin tanto filosófica quanto científica (como poderíamos chamar).

Babbage 2ª edição, p. 226. – Herschel chama a aparição de novas espécies. de o mistério dos mistérios. & há uma grande passagem sobre o problema! Oba. – “causas intermediárias”. (BARRETT *et al.*, 1987, p. 413 pontuação original)

Ele claramente reconhece que Herschel está ali fornecendo uma justificação filosófica ao projeto no qual Darwin estava secretamente trabalhando. E já no primeiro parágrafo de *On the Origin of Species* Darwin retorna a esse “Oba”, atribuindo a ideia de que a origem das espécies é “o mistério dos mistérios” a “um dos maiores filósofos” sem citar o nome de Herschel. A primeira menção à possibilidade de uma solução evolutiva a essa problema se encontra no *Caderno Ornitológico*, numa nota brevemente escrita após a partida da Cidade do Cabo.⁵⁷

⁵⁷ Dois enigmas são notórios quanto à reação de Darwin à carta de Herschel. Primeiro, embora o diário não publicado de Darwin sobre a viagem no Beagle faça menção à importância pessoal de seu encontro e conversa com Herschel na cidade do Cabo, o publicado *Journal of Researches*, baseando em seu diário, omite por completo a menção aos dias que passou na cidade do Cabo (8-15 de junho). Embora eu não veja qualquer relevância nisso, a versão publicada do diário apareceu em 1839, dois anos após o *Bridgewater Treatise* de Babbage e o “Oba” de Darwin. Segundo, a referência, no início de *A Origem*, a “um dos maiores filósofos” seria opaca a todos, com exceção de um pequeno grupo a quem os excertos da carta de Herschel a Lyell publicados no *Bridgewater Treatise* de Babbage eram familiares. Uma vez publicada a passagem, por que não nomear o filósofo que chamou a origem das espécies de “os mistérios dos mistérios”? Seria interessante saber até que ponto Darwin decidiu usar essa expressão para introduzir o seu “grande livro das espécies”.

Em suma, Darwin parece relutante em nomear Herschel em seu livro ao citar a “questão das espécies”. Se isso é evidência de que eles discutiram o conteúdo daquela carta durante seu encontro em junho de 1836, não sei. Há, no entanto, forte evidência de que discutiram. Uma das anotações iniciais (p. 32; p. 38 da edição de Herbert) em “*The Red Notebook*”, iniciadas assim que Darwin deixou a Cidade do Cabo, refere-se à “ideia de Sir J. Herschel quanto ao escape de Calor impedido pelas rochas sedimentares, e, por conseguinte, a ação Vulcânica [...]”. De acordo com a nota de Herbert a essa passagem: “Meses antes [de se encontrar com Darwin] Herschel tinha descrito sua nova noção da causa da ação vulcânica numa carta a Charles Lyell, datada de 20 de fevereiro de 1836. Ele provavelmente repetira a mesma explicação a Darwin em junho.” Outra possibilidade é a de que ele o tenha mostrado uma cópia da carta na íntegra; dado os dois serem geólogos profissionais que tinham lido Lyell cuidadosamente, isso poderia ter servido como base para a discussão entre eles. (vide HERBERT, 1980, p. 38, p. 86)

A tarefa teórica de Darwin era, desde que iniciara suas anotações, razoavelmente clara: o único processo que poderia produzir os padrões sistemáticos no registro fóssil e a de outra forma estranha distribuição geográfica das espécies, pensava ele ampla e profundamente, seria um processo lento e gradual de transformação das espécies. Ele precisava de uma teoria natural, causal, que desse conta de tais transformações; e cada elemento dessa teoria tinha de identificar as “causas atualmente em operação”, causas que pudessem ser empiricamente investigadas. O problema e as restrições metodológicas tinham sido defendidos por seu herói da geologia e agora amigo íntimo, Charles Lyell; e já tinham sido defendidos filosoficamente por seu herói filosófico, Sir John Herschel.

Darwin obviamente já esperava reações de indignação por parte de seus colegas conservadores religiosos, como seu velho professor de geologia Sedgwick, que numa resenha expressara sua “profunda aversão à teoria devido a seu inabalável materialismo; – pois ela abandona o caminho indutivo – o único caminho que leva à verdade física; – pois ele repudia completamente causas finais e com isso [sic] indica uma compreensão desmoralizada por parte de seus defensores”. O que ele não esperava foi a recusa de Lyell em endossar abertamente sua teoria e a rejeição definitiva (ainda que educada) de Herschel de seus elementos centrais. Após apresentarmos a teoria em sua forma darwinista, podemos considerar as reações daqueles que aparentemente compartilhavam das normas filosóficas de Darwin sobre a teoria científica, explicação e confirmação.

A teoria pode ser apresentada como uma série de elementos causais que, em conjunto, produzirão as transformações necessárias.

- 1 As espécies são compostas por indivíduos que variam ligeiramente uns dos outros em relação a diversos caracteres.
- 2 As espécies têm uma tendência a um aumento ao longo das gerações em proporção geométrica.
- 3 Essa tendência é observada, para usar o jargão de *On the Principle of Population* [Sobre o Princípio da População] de Thomas Malthus, através dos recursos limitados, doenças, predação e assim por diante, criando uma luta pela sobrevivência entre os membros de uma espécie.
- 4 Alguns indivíduos terão variações que lhes conferirão uma ligeira vantagem nessa luta, variações que

permitirão um melhor ou mais eficiente acesso aos recursos, maior resistência a doenças, maior sucesso em evitar predação, e assim por diante.

- 5 Esses indivíduos tenderão a sobreviver mais e deixar mais descendentes.
- 6 A descendência tende a herdar as variações de seus progenitores.
- 7 As variações favoráveis, portanto, tenderão a ser transmitidas com maior frequência do que as outras, e, por conseguinte, serão preservadas; a essa tendência Darwin chamou “Seleção Natural”.
- 8 Ao longo do tempo, especialmente num ambiente que muda lentamente, esse processo causará a mudança nas espécies.
- 9 Dado um período de tempo suficientemente longo, as populações que descendem de uma espécie ancestral diferirão o bastante dela de modo que cada uma delas seja classificada como uma espécie diferente, um processo que pode ser reiterado indefinidamente. Há, além disso, forças que encorajam a **divergência** entre as populações descendentes e a eliminação de variedades intermediárias.

Notar-se-á que não há nessa teoria qualquer elemento que não seja passível de investigação empírica – na verdade, até o momento, os estudos que confirmam esse processo encheriam uma pequena biblioteca.⁵⁸ É compreensível que cristãos devotos e ortodoxos tivessem problemas com a teoria; mas por que os mentores filosóficos e científicos de Darwin? A teoria parecia ser o modelo da ortodoxia hercheliana/lyelliana.

⁵⁸ Um fenômeno mais recente bastante reconhecido. Dobzhansky (1937), após descrever o “selecionismo extremo” de Ronald Fisher, cita, como um “bom contraste”, a seguinte observação dos céticos quanto à seleção, G. C. Robson e O. W. Richard (1936): “Não acreditamos que a seleção natural possa ser desconsiderada enquanto um fator possível na evolução. Há, não obstante, bem pouca evidência positiva em seu favor [...] de modo que não temos o direito de atribuir-lhe um papel causativo central na evolução”.

2.3 Problemas filosóficos com o darwinismo de Darwin

A resposta está nos cinco elementos filosoficamente problemáticos da teoria.

2.3.1 Probabilidade e acaso

Note, em primeiro lugar, o uso do jargão “tendências” e “frequências” nos princípios acima. Herschel, Darwin descobriu, referia-se privadamente à sua teoria como “a lei da bagunça”, presumivelmente uma referência ao grande papel desempenhando pelo acaso e pela probabilidade em seus princípios centrais. A teoria da Darwin é, como diríamos hoje, uma teoria “estatística”. Não se pode dizer que cada indivíduo com uma variação favorável *v* sobreviverá ou deixará mais descendentes do que os indivíduos sem tal variação; não se pode dizer que nenhum meio-ambiente suportará toda a prole produzida numa dada geração e que, desse modo, haverá **sempre** uma luta competitiva. Essas são coisas que **tendem** a acontecer graças a causas claramente articuladas, e isso nos permite fazer previsões acuradas sobre as **tendências** em um nível populacional, mas não fazer afirmações absolutas sobre aquilo que deverá acontecer em cada e todo caso. Foi apenas após a época de Herschel que os filósofos da ciência se sentiram confortáveis com a ideia de uma teoria desse tipo, e mesmo o entendimento filosófico de tais explicações é ainda hoje assunto de debate.

2.3.2 A natureza, o poder e o escopo da seleção

O cerne da teoria de Darwin é o conceito de seleção natural. Talvez por causa de seu uso do termo “seleção” esse elemento central de sua teoria tenha deixado muita gente perplexa. Poderia ela ser – como perguntariam Lyell, Herschel e o grande defensor americano de Darwin, Asa Gray – uma “causa intermediária”, *i.e.*, um princípio causal instituído e sustentado por Deus? Ou será ela, por natureza, a antítese de tal princípio, como acreditava seu velho professor de geologia Sedgwick? Poderia ela criar espécies, ou seria, por natureza, uma força negativa que apenas eliminava aquilo que já tinha sido criado por outros meios? Em uma de suas cópias de *On the Origins of Species*, Alfred Russel Wallace riscou “seleção natural” e escreveu “sobrevivência do mais apto” por cima. Wallace sempre teve a impressão

de que o termo “seleção” importava inapropriadamente para a história natural a imagem antropomórfica da natureza fazendo escolhas propositalmente entre variantes. E, numa resenha devastadora, Fleeming Jenkin aceitou prontamente o princípio de seleção natural embora tenha desafiado seu poder de transformar uma espécie ancestral em uma espécie descendente, limitando por isso o escopo da produção de variedades. Diversos resenhistas, mesmo aqueles mais simpáticos, questionaram a possibilidade de estender a teoria de modo a dar conta da evolução daquelas características que diferenciam os humanos de seus parentes mais próximos.

2.3.3 Seleção, adaptação e teleologia

Ademais, devido à predileção de Darwin em descrever a seleção natural como um processo que trabalhava pelo bem de cada espécie, seus seguidores parecem ter desenvolvido perspectivas diametralmente opostas quanto a sua teoria ter eliminado as causas finais da natureza ou ter dado novo fôlego a elas. Em qualquer caso, houve também sério desacordo quanto a isso ser bom ou ruim.⁵⁹

2.3.4 Nominalismo e essencialismo

Há um problema filosófico de fundamento com a ideia de uma espécie poder sofrer uma série de mudanças que dará origem a uma ou mais espécies. Para ilustrar, atente-se à primeira questão que Charles Lyell pretende tratar no segundo volume de *Principles of Geology*:

[...] em primeiro lugar, se as espécies têm existência real e permanente na natureza; ou se são, como pretendem alguns naturalistas, susceptíveis de serem modificadas indefinidamente no curso de uma longa série de gerações (LYELL, 1831, II. 1)

⁵⁹ Vide Beatty (1990) e Lennox (1993).

Lyell muito claramente supõe que dar lugar a evolução é negar a realidade das espécies. Pois, para que uma espécie seja “real” ela tem de ter uma “existência permanente na natureza”, ou como dito por ele algures, “[...] limites fixos para além dos quais nenhuns descendentes de pais comuns possam desviar-se de um certo tipo [...]” (LYELL, 1831, II. 23). De acordo com essa perspectiva, para aceitar a mudança evolutiva você tem de estar confortável com uma variedade de nominalismo sobre espécies. E Darwin parece que estava.⁶⁰

Penso que as diferenças individuais, ainda que de menor interesse ao *sistemata*, são da maior importância, constituindo o primeiro passo rumo às pequenas variedades, cujos registros na história natural são considerados de menor importância. Penso nas variedades que são em algum grau mais acentuadas e permanentes como um caminho que leva a variedades ainda mais pronunciadas e mais permanentes; essas últimas levam às subespécies e essas, por sua vez, às espécies. (DARWIN, 1895, p. 52)

A permanência, quando aplicada às espécies, é para Darwin um conceito relativo, não tendo limites fixos à variabilidade dentro de uma espécie. Dado tempo suficiente, as diferenças individuais encontradas nas populações podem dar origem a variedades mais permanentes e estáveis, e essas a subespécies, que, por sua vez, darão origem às populações que os sistematas quererão classificar como espécies distintas. Além disso, ele termina *A Origem* com palavras bastante fortes acerca desse tópico, fortes o suficiente para alarmar seus leitores filosóficos:

Os sistematas continuarão a fazer seu trabalho como fazem agora; porém, não mais assolados pela dúvida quanto a esta ou aquela forma ser em essência uma espécie. [...] Em suma, teremos de tratar as espécies

⁶⁰ Na graduação, Darwin tinha feito um exame sobre o *Essay on Human Understanding* [Ensaio sobre o Entendimento Humano] de John Lock. Tanto quanto sei, ele nunca discutiu se isso teve algum impacto sobre sua disposição para articular as perspectivas expressas nessa citação.

da mesma forma com que os naturalistas tratam o gênero, admitindo serem os gêneros meras combinações artificiais construídas por conveniência. Esse talvez não seja um prospecto animador; embora pelo menos deva nos libertar da busca vã pela essência não descoberta e indetectável das espécies. (DARWIN, 1859, p. 485)

Lyell, Herschel, Whewell, Sedgwick e muitos dos contemporâneos de Darwin decerto não achariam tal prospecto animador, uma vez que eram essencialistas sobre as espécies.⁶¹ Os membros de uma espécie possuem um “tipo” estabelecido pelos pais originais, e esse tipo fornece “limites fixos” à variabilidade. Lyell tinha claramente a impressão de que esse fosse um fato empiricamente verificável – grande parte dos capítulos 2-4 dos *Principles* Vol. II é dedicada à apresentação da evidência de que tais “limites fixos” existem; e após a publicação de *A Origem*, essa evidência foi novamente apresentada na resenha de Fleeming Jenkin. Se é assim, então a extinção de espécies é fácil de explicar – há limites fixos à capacidade da espécie de acompanhar as mudanças ambientais. Embora uma explicação naturalista da origem das espécies seja mais difícil, uma vez que precisará haver, em espécies que se reproduzem sexualmente, uma produção natural de um novo par de pais com um novo tipo. Por outro lado, adotar o tipo de nominalismo que Darwin pareceu adotar nas citações acima tem também consequências indesejáveis. Como vamos formular princípios objetivos de classificação? Que tipo de ciência dos animais e das plantas será possível caso não exista leis fixas que relacione suas naturezas a suas características e comportamentos? Darwin dedica uma porção razoável do capítulo 2 de *A Origem* para convencer o leitor de que a melhor prática atual entre botânicos e zoólogos aceita um mundo natural organizado da maneira defendida por ele do que aquela que seus oponentes advogam:

Faz-se mister admitir que muitas formas consideradas como variedades por alguns juízes altamente

⁶¹ Há, aqui, uma tensão muito importante e pouco explorada pelo menos em Lyell e Herschel, ambos os quais parecem ser em muitos outros aspectos seguidores ortodoxos do empirismo escocês.

competentes possuem tão acentuadamente o caráter de espécie que são classificadas por outros juízes igualmente competentes como espécies genuínas e incontestáveis. (DARWIN, 1859, p. 49)

De uma perspectiva darwinista, essa é uma consequência previsível do fato de os organismos que hoje queremos classificar como espécies serem apenas o estágio mais recente de um processo evolutivo lento e gradual. Os organismos agrupados dentro de um gênero têm ancestrais comuns, talvez ancestrais comuns relativamente recentes; alguns naturalistas podem ver dez espécies com poucas variedades dentro de cada uma; outros podem classificar algumas das variedades como espécies e dividir o mesmo gênero em vinte espécies. Ambas as classificações podem ser feitas com a máxima objetividade e cuidado de observadores habilidosos. Como os sistematas costumam dizer, alguns de nós são “amontoadores”, outros são “separadores”. A realidade não é uma coisa nem outra.

2.3.5 O tempo e o modo da mudança evolutiva

A questão do nominalismo versus realismo acerca das espécies aponta para um aspecto final da teoria de Darwin com o qual muitos dos simpatizantes de suas perspectivas discordaram, o seu gradualismo. Pois, separado da questão de suas perspectivas poderem implicar o “nominalismo” quanto a categorias naturais, elas parecem refletir uma crença de que o processo evolutivo tem de ser lento e gradual. Talvez seja aqui que vejamos o maior impacto do estudo que Darwin fez dos *Principles of Geology* de Charles Lyell a bordo do H. M. S. Beagle. Ênfase lento e gradual, pois é claro que poderíamos ter um processo evolutivo **lento mas não-gradual** (talvez os longos períodos de estase evolutiva pontuados por períodos de especiação geologicamente rápidos postulados pelo “modelo de equilíbrio pontuado” de Eldridge e Gould); e também um processo evolutivo **rápido mas gradual** (por exemplo, o processo que George Gaylord Simpson chamou de “radiação adaptativa”, em que uma população migra a uma localidade com variados nichos inexplorados e rapidamente evolui para explorá-los). Darwin enfatizou repetidas vezes que concebia a seleção natural “adicionando infinitamente pequenas variações” e que ele imaginava o processo de especiação acontecendo num período bastante longo de tempo.

Um dos argumentos mais fortes na insistência de que o “darwinismo” de hoje é isomorfo ao darwinismo de Darwin, como disse Gayon, é que cada uma dessas questões foram e ainda hoje são calorosamente debatida. Mesmo depois das mudanças espetaculares forjadas pela genética, pela bioquímica e pelas revoluções moleculares, do desenvolvimento de modelos matemáticos na genética de populações e na ecologia, das técnicas sofisticadas para a investigação de campo e laboratorial e da análise cladística na sistemática, ainda assim podemos encontrar biólogos evolucionistas que aderem ao darwinismo de Darwin e são reconhecidos como tal por eles próprios e por seus críticos. Na próxima seção retratarei o darwinismo contemporâneo em torno de cada uma dessas características contestadas.

Ao mesmo tempo, porém, o darwinismo evoluiu. Como exemplo, pense um pouco nos debates contemporâneos sobre a natureza da seleção. Os problemas que as pessoas tinham com a seleção natural no século XIX continuam os mesmos, mas há uma variedade de problemas que ou não foram discutidos ou foram discutidos de maneira bem diferente naquele século. Será que a seleção natural funciona em outros níveis que não o dos organismos individuais, que eram o foco de Darwin? Haverá uma maneira não vácuca de formular a teoria abstratamente? Como entender as relações entre os conceitos de aptidão, seleção e adaptação? Quão fortes são as restrições ao processo de seleção e que tipos de restrições há? Haverá outros motores da mudança evolutiva além da seleção; e se sim, qual a sua importância? Em particular, o quão importante é a “deriva” e como diferenciá-la da seleção?

3 Os cinco problemas filosóficos centrais de hoje

As teorias precisam tanto de essências quanto de histórias.

Stephen Jay Gould (2002, p. 1)

Assim diz o título da primeira seção do primeiro capítulo do monumental *The Structure of Evolutionary Theory* [*A Estrutura da Teoria Evolutiva*] de Gould. Abrindo com uma citação sutil de uma troca de cartas entre o paleontólogo Hugh Falconer e Charles Darwin em 1863, Gould explica então o que ele tem em mente com esse título:

Em suma, “A estrutura da teoria evolutiva” combina estabilidade suficiente para a coerência com mudança

suficiente para manter as mentes mais argutas num modo perpétuo de busca e desafio. (GOULD, 2002, p. 6)

Gould foi sem dúvida tanto um descarado admirador de Charles Darwin quanto um dos mais ferrenhos críticos da “síntese neodarwinista”. Usarei tanto sua abordagem da “Essência do Darwinismo” na Parte I da sua *magnum opus* quanto seus argumentos a favor de uma “Teoria Evolutiva Expandida e Revista” na Parte II como guias.

Na seção anterior, organizei a minha discussão dos problemas que os aliados de Darwin tinham com o darwinismo de Darwin em torno de cinco questões: (i) o papel do acaso como fator na teoria evolutiva e a natureza aparentemente probabilística da teoria; (ii) a natureza da seleção; (iii) a questão de se as explicações por seleção/adaptação são teleológicas; (iv) o status ontológico das espécies e o status epistemológico dos conceitos de espécie, e (v) as implicações da insistência de Darwin na natureza lenta e gradual da mudança evolutiva. Eu disse que uma boa razão para continuar a caracterizar uma abordagem dominante na biologia evolutiva – a chamada “síntese neodarwinista” – como “darwinismo” é que seus proponentes estão do lado de Darwin nessas questões (e em algumas questões menos fundamentais). Isso é por si só notável, mas é ainda mais por conta da posição darwinista sobre cada uma dessas questões estar hoje sob grande pressão por parte dos biólogos evolucionários não-darwinistas assim como esteve no despertar de *A Origem*. Não é surpreendente, dada a situação que acabei de caracterizar, que os historiadores e filósofos da biologia tenham feito contribuições relevantes à discussão, especialmente ao apontar as questões filosóficas subjacentes, as confusões conceituais e as ambiguidades que impediam a solução dessas questões e suas origens históricas.

Estou convicto de que uma compreensão plena dos desacordos filosóficos subjacentes sobre essas questões virão apenas do estudo histórico paciente de como as posições da “Síntese” sobre essas várias questões e de seus críticos surgiram. Disso não posso tratar aqui. Ao invés, naquilo que segue, simplesmente pressuporei certas respostas a essas questões históricas. A lista de referências ao final do texto inclui uma boa quantidade de excelentes trabalhos sobre esse assunto para aqueles que compartilham as minhas convicções sobre sua importância.

3.1 Os papéis do acaso na teoria evolutiva

O processo evolutivo, como entendido por Darwin, envolve a **geração** de variação e um processo de produção de uma **perpetuação** diferencial de variação. Uma maneira simples de pensar sobre o darwinismo em relação ao espaço lógico das alternativas é através da seguinte tabela:

	Variações	
	Geração	Perpetuação
Desvio pró-aptidão	Lamarck Asa Gray	Darwin Asa Gray
Sem desvio pró-aptidão	Darwin Neutralismo	Lamarck Neutralismo

A tabela acima poderia te levar à conclusão de que tanto a **geração** de variação com um desvio pró-aptidão [*fitness biased*] e a **perpetuação** de variação sem desvio pró-aptidão [*non-fitness biased*] seriam apropriadamente taxadas como “acaso”. Ao vermos por que essa seria uma conclusão enganadora, entraremos no cerne do problema do conceito de “acaso” no darwinismo contemporâneo.

Vamos começar com o jargão usado por Darwin ao esboçar inicialmente a sua teoria no começo do quarto capítulo de *A Origem*:

Seria então **improvável** que, tendo em vista as diversas variações úteis ao homem que sem dúvida ocorreram, outros tipos de variações úteis ao indivíduo que melhor o auxiliassem na dura e complexa batalha pela vida pudessem **talvez** ter ocorrido durante o curso de milhares de gerações? Se tal fato ocorreu, poderemos duvidar (é preciso lembrar que nascem muito mais indivíduos do que o número do que teriam condições de sobreviver) que indivíduos dotados de alguma vantagem, por menor que seja, tenham a **melhor chance** de sobreviver e de se reproduzir? (DARWIN, 1859, p. 80-81)

Ao contrário dos contemporâneos de Darwin, os fundadores da síntese da genética mendeliana com a teoria da seleção de Darwin, Sewall Wright, Ronald Fisher e J. B. S. Haldane, estavam inteiramente confortáveis com uma teoria da seleção formulada em tais termos. Nesse quesito, o darwinismo contemporâneo concorda de corpo e alma com Charles Darwin. Veja uma apresentação clara do *Princípio de Seleção Natural* na literatura filosófica:

Se **a** está melhor adaptado ao ambiente **A** do que **b**, então (provavelmente) **a** terá maior sucesso reprodutivo do que **b** em **A**. (BRANDON, 1990, p. 11)

A teoria pode ser formulada em termos de probabilidades. Considere um caso simples: se houver três combinações possíveis de alelos num dado loco numa população, podemos caracterizar o resultado de um ciclo reprodutivo com “aleatório” se cada uma das três combinações possíveis ocorrer a uma frequência determinada estritamente pelas leis da probabilidade. Diríamos que em qualquer caso dado de reprodução o genótipo resultante é uma questão de acaso. Dado o fato de que os biólogos evolucionários, especialmente na medida em que confiam na genética de populações, lidam com populações extensas concebidas como “reservatórios gênicos” e pensam na evolução como mudanças de longo prazo nas frequências de diferentes combinações de genes de uma geração a outra, é claro que, nesse sentido, o acaso permeia o darwinismo contemporâneo. Os modelos da biologia de populações fornecem meios para se atribuir probabilidades a vários resultados uma vez dada informação sobre o tamanho da população e sobre as taxas de mutação e migração (também dadas como médias e estimativas). Ou seja, estar relativamente melhor adaptado, como nota Darwin, aumenta as “chances”, isto é, as probabilidades, de um organismo deixar descendentes viáveis. Mas não garante. Uma vez que a seleção natural é um processo estocástico, os darwinistas, de Darwin até o presente, caracterizaram-nas corretamente em termos de influenciar as “chances” de um determinado resultado dadas variáveis como a pressão seletiva, o tamanho da população ou as taxas de mutação.

Uma confusão conceitual surge, porém, do fato de “acaso” e “aleatoriedade” serem frequentemente contrastados não com resultados “determinísticos”, mas como resultados “selecionados”. Por exemplo, quando John Beatty descreve a “deriva aleatória” como “as mudanças nas frequências das variações devido ao acaso” na seguinte passagem, ele presumivelmente tem em mente algo como um contraste com as mudanças nas frequências devido à seleção.

No esquema das coisas de Darwin, lembre-se, os eventos aleatórios e a seleção natural eram estágios consecutivos, e não alternativos, do processo evolutivo. Não havia dúvida quanto ao que era mais importante num estágio particular. Mas agora que temos operante o conceito de deriva randômica em lugar da variação randômica, uma questão se nos apresenta. Isto é, dadas as variações aleatórias, serão as mudanças adicionais nas frequências daquelas variações mais uma questão de acaso ou mais uma questão de seleção natural? (BEATTY, 1984, p. 196)

Note que na citação acima temos uma substituição de “aleatório” por “randômico” nas expressões “variação randômica” e “variação aleatória”, o que sugere pelo menos que o conceito de “deriva randômica” possa ser caracterizado como “as mudanças nas frequências das variações devido à aleatoriedade”, consistindo na classe de contraste de mudanças similares devido à seleção natural.

No que diz respeito à **geração** da variação, o capítulo 5 de *On the Origins of Species* se inicia com a seguinte apologia:

Até o presente momento tenho falado como se as variações – tão comuns e variadas nos seres vivos em domesticação e, em menor grau, naqueles em estado natural – se devessem ao acaso. Esse é, sem dúvida, um modo completamente errado de se expressar, embora nos mostre a nossa ignorância quanto às causas de cada variação em particular. (DARWIN, 1859, p. 131)

Darwin nota que, embora a menção a “variações aleatórias” pareça sugerir que o acaso seja a causa dessas variações, ela apenas indica o reconhecimento de que essas variações “parecem não ter uma causa identificável”. Mas é importante ter em mente o contexto histórico. Tivesse Darwin flertado com a ideia de variação “direta” ou não, ele estava bastante ciente de que era preciso fazer uma distinção entre a sua perspectiva e duas outras, ambas diferentes entre si, mas que sustentavam

que as variações surgem devido a um propósito⁶². A alternativa mais amplamente compartilhada encontrava-se na teologia natural. Citando o *Natural Theology* [Teologia Natural] do reverendo William Paley, levando-se em conta a beleza de uma adaptação: “Uma conformidade tão fortuita não pode ser obra do acaso”. Do mesmo modo, o botânico estadunidense Asa Gray, um dos seguidores de Darwin, em seu ensaio intitulado “Natural Selection and Natural Theology” [“Seleção Natural e Teologia Natural”] usa o mesmo contraste a fim desencorajar Darwin da noção de “variação aleatória”: “[...] devemos convencer o Sr. Darwin a aceitar, na filosofia de sua hipótese, que a variação tem se orientado a certos caminhos benéficos”.

Gray está insistindo para que Darwin – depois de admitir que o uso do termo “acaso” apenas sinaliza a nossa ignorância quanto às causas verdadeiras, e, uma vez que a profusão de adaptações sugere desígnio – evitasse a sugestão de que as variações se devem ao acaso no sentido de “falta de desígnio”.⁶³

Darwin de fato nunca faz referência às “variações aleatórias” em *A Origem*, embora eventualmente note que se uma variação benéfica “aparece ao acaso”, ela será favorecida pela seleção (veja p. 37, p. 82). O que Darwin tem em mente, porém, fica claro nas observações finais do seu capítulo sobre as *Leis da Variação*:

Seja qual for a causa de cada pequena diferença da prole em relação aos pais – e tem de haver uma causa – é o acúmulo constante dessas diferenças, quando benéficas ao indivíduos, através da seleção natural, que dão origem a todas aquelas modificações estruturais mais importantes [...] (DARWIN 1859, 170)

Qualquer que seja a causa da **geração** de uma variação, o papel da seleção é **acumular** aquelas variações já existentes que são benéficas. Como disse Beatty,

⁶² Dov Ospovat (1980, p. 51-53), é claro, argumenta persuasivamente que foi apenas gradualmente que Darwin abandonou a perspectiva lamarckiana acerca das origens da variação.

⁶³ Vide Shanahan (1991, p. 249-269). Compare com Eble (1999, p. 76-78), que aponta vários dos mesmos usos de “aleatório” e “acaso”, como os discutidos aqui, embora entenda a relação entre eles de maneira bastante diferente. As ideias em Eble (1999) são bem elaboradas em Millstein (2000, p. 608-613).

a geração das variações e sua seleção são processos “consecutivos”. Mas chamar a geração da variação de um processo “aleatório” é usar “aleatório” no segundo sentido, na acepção de “não ter propósito”, “não ter qualquer finalidade”.

Além da insistência para que abandonasse o acaso em detrimento do desígnio, Darwin foi também pressionado a abandonar o acaso em outra direção, em favor da filosofia evolutiva de Jean-Baptiste Lamarck. O argumento de Lamarck é um argumento **materialista** contra a variação na natureza como uma questão de acaso. De acordo com a perspectiva lamarckiana, as variações aparecem num organismo como resposta direta às pressões ambientais, dando origem a um estímulo que, por sua vez, produz uma resposta fisiológica e que, por fim, podem ser passados à prole via reprodução. As variações não são aleatórias ou randômicas, pois são uma resposta apropriada à pressão ambiental. “Acaso” aqui sinaliza a **ausência de relação ou conexão a necessidades adaptativas**, uma ideia próxima, mas ontologicamente bastante distinta, do contraste entre “acaso” e “desígnio”.

O conceito de “variação randômica” é usado hoje como sinônimo de “variação aleatória” precisamente nesse último sentido. Eis dois exemplos dessa noção de acaso ou aleatoriedade como usado pelos darwinistas contemporâneos:

[...] uma mutação é um processo randômico em relação às exigências adaptativas das espécies. Portanto, uma mutação isolada, sem o controle da seleção natural, resultaria no colapso e na eventual extinção da vida, não na evolução progressiva ou adaptativa. (DOBZHANSKY, 1970, p. 65)

Assim, a produção de variações pode ser um processo “aleatório” no sentido de haver diversos resultados possíveis com probabilidades definidas, mas **também** um processo “aleatório” no sentido de a atribuição de probabilidades não ser influenciada por “exigências adaptativas” ou pela “aptidão”.

O segundo exemplo nos leva de volta aos problemas com o nosso primeiro sentido de “aleatório” e “acaso”. Aqui, um grande defensor da teoria neutra da evolução molecular caracteriza sua posição:

[...] a grande maioria das mudanças evolutivas em nível molecular (DNA) não resultam da ação da seleção natural darwinista sobre os mutantes vantajosos, mas sim da fixação aleatória de mutantes

seletivamente neutros ou algo muito próximo disso através da deriva genética aleatória, que é causada pela amostragem aleatória dos gametas em populações finitas. (KIMURA, 1992, p. 225)

Note que o foco aqui não é na **geração** das variações, mas na **perpetuação** das variações. O contraste se dá entre a segregação aleatória dos gametas que leva à fixação dos alelos seletivamente neutros e ao favorecimento das variações vantajosas pela seleção natural. Isto é, o contraste entre processos “aleatórios” e “influenciados pela aptidão” é agora usado para distinguir diferentes **meios de se perpetuar certas variações**. Estamos contrastando dois processos de amostragem [*sampling*]. A deriva amostra [*samples*] sem levar em conta a adaptação; a seleção amostra discriminadamente com base em diferenças de aptidão. Ambas as amostragens são “probabilísticas”, é claro, mas de modo algum isso anula o contraste acima.

Como dito por Beatty, entretanto, era bastante comum até muito recentemente caracterizar a seleção natural de modo a torná-la quase que indistinguível da deriva aleatória (*vide* LENNOX, 1992; LENNOX; WILSON, 1994). Várias abordagens da aptidão caracterizavam a aptidão de um genótipo como a contribuição relativa do genótipo ao reservatório gênico das gerações futuras – sendo o genótipo mais apto aquele que contribui com uma porcentagem maior. Mas é claro que poderia ter sido facilmente o resultado de um processo de amostragem “aleatório” – não influenciado pela aptidão; os organismos considerados “mais aptos” por esse método poderiam nada ter a ver com a seleção natural. A fim de fornecer uma caracterização apropriada do papel do acaso na mudança aleatória, é preciso fornecer uma abordagem mais robusta e sofisticada de aptidão (Para mais informação, veja o verbete sobre **aptidão**). Isso, por sua vez, requer que discutamos a rede conceitual que inclui as noções de adaptação e seleção natural, aos quais nos voltaremos em breve.

Por agora, vamos supor que haja uma maneira de se caracterizar a aptidão de modo que haja uma questão empírica substancial sobre qual o papel a amostragem indiscriminada de genótipos (ou fenótipos) desempenha na mudança evolutiva. Essa questão foi pela primeira vez apresentada aos biólogos evolutivos por Sewall Wright no início da década de 1930. Como apontado por Wright, os genes neutros em relação à aptidão podem, devido à natureza estocástica dos processos de amostragem de uma população, aumentar a sua representação de uma geração a outra. A probabilidade de que isso aconteça aumenta na medida em que o tamanho da população real diminui. De acordo com Wright, uma vez que um cenário bastante

típico na mudança evolutiva reduz as espécies a populações (ou “demes”) relativamente pequenas e isoladas, em que o cruzamento é mais frequente dentro das demes do que entre elas, a probabilidade de que tais “genótipos neutros” se tornem fixos com níveis relativamente altos é significativa. Embora ele tenha gradualmente diminuído esse tom em sua obra, uma importante escola de geneticistas de população com inclinação matemática apropriou-se dessas ideias, nos anos de 1960 e 70, e desenvolveram uma abordagem “neutralista” à mudança evolutiva. Essa é a posição caracterizada por Kimura (uma de seus mais eloquentes defensores) na passagem citada acima. Se esse processo desempenha ou não algum papel importante na evolução, essa não é uma questão filosófica; mas é altamente relevante para saber se a biologia evolutiva deveria ser vista como predominantemente darwinista. Pois, se há uma doutrina central ao darwinismo, essa doutrina é a de que o processo evolutivo é predominantemente guiado pela força pró-aptidão [*fitness biased*] da seleção natural agindo sobre as variações que surgem ao acaso. Vamos agora nos voltar para a seleção natural e a conceitos correlatos.

3.2 A natureza, o poder e o escopo da seleção

O maior número de fêmeas preferirá, sem dúvida, os machos mais vigorosos; e os indivíduos mais fortes de ambos os sexos, ao afastar os mais fracos, desfrutarão da melhor comida e das situações mais favoráveis a si mesmos e sua prole. Um inverno rigoroso ou a escassez de comida, ao destruir os fracos e os menos saudáveis, terá tido todas as boas consequências da mais hábil seleção.

Palavras de Darwin? Não. Essas são as palavras de John Sebright, escritas em *The Art of Improving the Breeds of Domestic Animals* [A Arte de Melhorar as Raças dos Animais Domésticos], em 1809, ano do nascimento de Charles Darwin e 50 anos antes da publicação de *On the Origin of Species*. Darwin se refere a essa passagem no Caderno C de seus Species Notebooks.⁶⁴ Nota-se que Sebright *não*

⁶⁴ Vide Barrett *et al.* (1987, p. 279); e as notas 1-4 do caderno de anotações, página C133.

está discutindo a seleção doméstica, embora seja bastante claro ao dizer que os processos que levam à reprodução e sobrevivência diferenciais na natureza têm “todas as boas consequências da mais hábil seleção”. Por isso, Darwin não precisou ler Malthus para enxergar aquilo que está clara e explicitamente dito – a saber, que a luta pela sobrevivência na natureza terá os mesmos efeitos “seletivos” que as ações dos criadores de plantas e animais domésticos.

O próprio Darwin se refere consistentemente à seleção natural como um *poder de preservação* de variações vantajosas e eliminação de variações danosas. Como notado na última seção, uma variação particular ser vantajosa ou danosa é num sentido do termo uma questão de acaso; e uma variação vantajosa ter sido efetivamente preservada pela seleção é também, noutro sentido do termo, uma questão de acaso. Para o darwinismo a seleção é a força ou poder que direciona a sobrevivência e a reprodução em favor das variações vantajosas ou, já tendo em vista a próxima seção, das adaptações. É isso o que distingue a seleção da deriva.

Numa monografia intitulada *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges* [*Seleção Natural: Domínios, Níveis e Desafios*] publicada na *Oxford Series in Ecology and Evolution*, George C. Williams defendeu vigorosamente a *teoria evolutiva darwinista* contra uma variedade de ataques surgidos nas últimas décadas. Esses ataques podem ser postos em duas categorias amplas: (i) **limitações** propostas à seleção natural como força evolutiva; e (ii) **expansões** do escopo da seleção natural a fim de incluir novos “alvos” e “níveis”. Vale notar que em nenhum dos casos é óbvio que a **própria** teoria precise de modificação devido a tais desafios – em princípio, é possível que sejam nada mais do que ataques ao **escopo de aplicação** da teoria. Entretanto, se **grande parte** da mudança evolutiva puder ser explicada sem o recurso à seleção natural, isso constituiria as bases para se argumentar que a biologia evolutiva já não é mais darwinista. E no caso de a teoria da seleção natural poder ser **apenas** integrada à nossa nova compreensão do processo de hereditariedade e desenvolvimento depois de uma modificação em larga escala de seus fundamentos, seria melhor ver a nova teoria como um descendente modificado do darwinismo e não como o próprio darwinismo. As teorias podem precisar de essências, como disse Gould; mas se aquilo que é fundamental à teoria muda, também muda a sua essência. Tomando emprestada a expressão de Paul Griffiths, talvez não sejam as teorias que necessitem de histórias e essências – talvez aquilo que elas necessitam sejam **essências históricas**.

Alfred Russel Wallace insistia regularmente para que Darwin abandonasse o termo “seleção”, que possui conotações antropomórficas enganadoras, e o

substituísse pela expressão de Hebert Spencer “a sobrevivência do mais apto”. Darwin fez um meio-termo – nas edições posteriores ele adicionou “ou a sobrevivência do mais apto” à “seleção natural” no título do capítulo 4. Durante o desenvolvimento da teoria em meados do século XX, a expressão “sobrevivência do mais apto” fora gradualmente eliminada de qualquer apresentação séria da teoria da seleção darwinista. Por outro lado, o conceito de “aptidão” tem desempenhado um papel proeminente e problemático. Nos modelos matemáticos usados na genética de populações, “aptidão” se refere tanto às capacidades de diferentes genótipos numa população deixarem descendentes, quanto às medidas dessas capacidades, representadas pela variável **W**. Eis uma apresentação padrão, de manual, dos conceitos relevantes:

Na abordagem neo-darwinista à seleção natural que incorpora noções da genética, a aptidão é atribuída a genótipos particulares. Ao genótipo que deixa mais descendentes é atribuído o valor de aptidão $W = 1$, e a aptidão de todos os outros genótipos, relativos a esse, é menor do que 1. [...] A aptidão mede a vantagem evolutiva relativa de um genótipo sobre outro, mas é também importante medir as penalidades relativas impostas a genótipos diferentes sujeitos à seleção natural. Essa penalidade relativa é o corolário da aptidão e é chamada de *coeficiente de seleção*. Ela é dada pelo símbolo s e é calculada subtraindo-se a aptidão de 1, de modo que: $s = 1 - W$. (SKELTON 1993, p. 164)

O problema reside no fato de o conceito de aptidão desempenhar um papel duplo que, na citação, são instrutivamente confundidos. Pois, quando as aptidões são vistas como medidas das **capacidades** diferenciais de organismos com genótipos diferentes de deixarem números diferentes de descendentes, o jargão da aptidão nos encoraja a supor que “aptidão” se refere às vantagens seletivas relativas dos genótipos. Por outro lado, se “aptidão” se refere apenas à **medida** do sucesso reprodutivo, ela é uma representação quantitativa da mudança evolutiva em pequena escala numa população, e deixa inteiramente em aberto a questão sobre as **causas** da mudança. Mas então as presumidas conexões entre os conceitos de aptidão, adaptação e seleção natural são rompidas. Os “coeficientes de seleção” podem

nada ter a ver com a seleção; aquilo que **W** representa pode nada ter a ver com vantagem seletiva.

Há, no entanto, uma maneira de se formular a teoria dando-lhe um aspecto contemporâneo mas mantendo seu caráter essencialmente darwinista. Considerando-se as diversas confirmações de que populações naturais podem evoluir sem seleção natural; e considerando-se que a seleção balanceadora, isto é, forças seletivas compensatórias, pode impedir que uma população evolua, fica claro que a mudança na constituição genética de uma população – que pode ser estabelecida através da mensuração de diferentes taxas reprodutivas entre seus membros – não estabelece que a seleção natural tenha sido a fonte dessa mudança; muito menos o fato de nenhuma mudança ter sido mensurada estabelece que a seleção não esteja operativa. A genética de populações e seus modelos deveriam ser tratados com a “cinemática”, não como a “dinâmica” dos processos evolutivos. Isto é, é uma maneira de estabelecer se uma população está ou não em equilíbrio, e fornece ferramentas sofisticadas para mensurar as taxas de mudança numa população através das gerações. Além disso, assim como na cinemática de qualquer teoria física, se ela detecta mudança transgeracional, ela também nos diz que há causas a serem descobertas – os detalhes dessas medidas podem fornecer até sugestões sobre onde procurar por essas causas. O que ela não pode fazer **por si só** é fornecer conhecimento das forças em ação. Para usar o jargão introduzido por Elliott Sober, a aptidão, ao contrário da seleção natural, é **causalmente inerte** (Para mais informações, veja o verbete sobre **genética de populações**).

Isso significa que, ainda que valorosa, a genética de populações não deveria ser equacionada à teoria da seleção natural. Tanto em apresentações biológicas da teoria quanto nas discussões filosóficas sobre ela, é bastante comum esquecer-se disso. Por exemplo:

Muitas pessoas estão familiarizadas com o básico da teoria da seleção natural. Os organismos variam de modo hereditário. Algumas variantes deixam mais descendentes do que outras; as suas características, portanto, são apresentadas em uma maior frequência na geração seguinte. (WILSON, 1984, p. 273)

Eis uma apresentação do “básico da teoria da seleção natural” que não faz qualquer referência à seleção natural!

A seleção natural, caso se assemelhe ao conceito darwinista que porte esse nome, tem de se referir a uma **interação entre um caractere variável e hereditário de um sistema orgânico e o meio-ambiente desse sistema**. Essa interação pode ou não alterar as proporções daqueles caracteres através das gerações, e essas proporções podem mudar por outras razões além dessas interações. Mas uma hipótese plausível sobre seleção natural tem de postular tal interação. Sobre isso, deixo a última palavra a Stephen Jay Gould:

[...] ao considerarmos a seleção natural como um processo causal, podemos apenas nos perguntar por que tantas pessoas confundem a necessidade de mensurar os resultados da seleção natural através da contagem do aumento diferencial de algum atributo hereditário (escrituração) com o mecanismo causal que produz o sucesso reprodutivo relativo (causalidade). (GOULD 2003, p. 619)

O conceito de seleção natural tem sido até aqui amplamente apresentado por conta das outras duas questões críticas anteriormente mencionadas que permeiam o conceito darwinista contemporâneo de seleção natural – questões que tem a ver com as possíveis restrições limitadoras à seleção natural e sobre os tipos de objetos que podem ser vistos como “interadores” organizmicos/ambientais no processo de seleção.

Se supusermos que, para Darwin, a seleção natural era quase que exclusivamente concebida como a interação entre organismos individuais e seus ambientes orgânicos e inorgânicos, então podemos apreciar os dois recentes ataques ao darwinismo com respeito aos **níveis** de seleção. Há aqueles que, como G. C. Williams e Richard Dawkins, argumentam que a seleção age sempre e unicamente sobre os genes. Eis uma exposição clara:

Essas complicações [introduzidas pelas interações organismo/ambiente] são melhores resolvidas se considerarmos a seleção individual [organísmica], não como um nível de seleção além da do gene, mas como o mecanismo primário da seleção no nível gênico. (WILLIAMS, 1993, p. 16)

A maneira predileta de Dawkins para dizer a mesma coisa é referir-se aos organismos – ou integradores – como os **veículos** de seus genes; na verdade, veículos construídos pelo genoma para sua própria perpetuação.

O impulso original para essa abordagem, especialmente clara no clássico *Adaptation and Natural Selection* [*Adaptação e Seleção Natural*] (1966) de Williams, foi filosófica – foi o uso de um tipo de estratégia da navalha de Ockham contra a hipótese da seleção de grupo, mostrando que os supostos efeitos da seleção de grupo poderiam ser explicados por explicações dadas no nível do genoma. Por todo o livro é dito que a seleção se dá em alelos individuais, a despeito do papel desempenhado pelos ambientes em vários níveis do processo.

Essa perspectiva tem sido extensivamente atacada pelos filósofos da biologia, tanto em bases metodológicas quanto conceituais; embora haja, dentre os filósofos, apoiadores entusiastas (*vide* DENNETT, 1995). No toma lá dá cá, é raro que os defensores dessa posição digam estar carregando a bandeira darwinista. Os autores Gayon (1998) e Gould (2003) são raras exceções. Contudo, essa é certamente uma posição que Darwin não reconheceria – e não apenas porque ele não tinha uma teoria coerente das unidades da hereditariedade. Essa perspectiva não é darwinista porque para Darwin eram as diferenças nas capacidades dos organismos em vários estágios do desenvolvimento de responder a ameaças à vida que tinham primazia causal na explicação da mudança evolutiva. Entre os biólogos evolutivos a partir da “síntese neodarwinista”, os darwinistas de carteirinha são aqueles que enfatizam o papel dos organismos nas populações interagindo diferencialmente com as condições ecológicas variáveis que causam mudança no reservatório gênico nessas populações.

O darwinismo também sofreu ataques na direção oposta. Na década de 1970 vários biólogos trabalhando nos campos da paleontologia e da sistemática atacaram o dogma neodarwinista de que não se pode explicar a “macroevolução” através da extrapolação em longo prazo da microevolução. Gould, em particular, inicia a Parte II de *The Structure of Evolutionary Theory* (*Towards a Revised and Expanded Evolutionary Theory*) com um capítulo intitulado “As espécies como indivíduos na teoria hierárquica da seleção”. O título desse capítulo combina duas teses conceitualmente distintas: primeiro, a tese defendida por Michael Ghiselin (GHISELIN, 1997) e endossada e refinada por David Hull (2001), de que as espécies são, no sentido robusto do termo, “indivíduos”; e segundo, que pode muito bem haver seleção entre grupos de organismos *qua* grupos. O título de Gould exemplifica uma abordagem à seleção de grupo – a unidade de seleção é sempre o indivíduo, mas há indivíduos que não os organismos individuais que estão sujeitos à seleção. Um resultado bastante diferente emerge se assumirmos que grupos

de organismos, como os demes, grupos de parentesco ou espécies, embora não sejam indivíduos, estão não obstante sujeitos à seleção. Aumentando ainda mais a complexidade conceitual, alguns pesquisadores propuseram que o termo “seleção de grupo” fosse restrito ao processo pelo qual os caracteres em nível de grupo conferem vantagem a um grupo em detrimento de outro, caso em que há condições de restrição delimitando os casos de seleção de grupo. Outros definem a seleção de grupo primariamente em termos de **efeitos** no nível do grupo. Assim, um debate análogo à discussão anterior sobre as definições de “aptidão” emerge aqui – por “seleção de grupos” nos referimos a um tipo distinto de processo causal que precisa ser conceitualmente distinguido da seleção no nível do organismo individual ou do gene; ou nos referimos apenas a uma tendência, no interior de certas populações, de alguns grupos bem definidos se afastarem de outros ao longo do tempo? Para mais discussão, confira Sterelny e Griffiths (1999, p. 151-179), Hull (2001, p. 49-90). Veja, também, o verbete sobre **níveis e unidade de seleção**.

3.3 Seleção, adaptação e teleologia

Já no início da introdução de *On the Origin of Species*, Darwin observa que a conclusão de que cada uma das espécies descendeu de outras “ainda que bem fundamentada, seria insatisfatória se não pudéssemos mostrar que as inúmeras espécies que habitam este mundo modificaram-se de tal modo a adquirir a perfeição estrutural e a coadaptação que tanto excita a nossa admiração” (DARWIN, 1859, p. 3). Poder-se-ia dizer que essa era a promessa central do darwinismo – dar conta tanto da continuidade filogenética quanto da diferenciação adaptativa por meio dos mesmos princípios; ou como dito por Darwin, integrar numa teoria a suposta oposição entre Unidade de Tipo e Condições de Existência.

Mas é aqui que mesmo os apoiadores teístas mais simpáticos a Darwin foram forçados a qualificar seu apoio à teoria da descendência com modificação por meio da seleção natural. Na época de Darwin, as reações de Asa Gray e John Herschel foram talvez as mais interessantes. Ambos viram na teoria de Darwin uma maneira de explicar o “mistério dos mistérios”, a aparição de novas espécies por meio de causas naturais, ou como diriam, por meio de causas “intermediárias”. Ambos, porém, se afastaram instintivamente do papel central e irreduzível do “acaso” na teoria. Eles não disseram, mas muito bem poderiam tê-lo dito, que “Deus não joga dados com o universo”. Mas como Darwin dizia repetidamente de maneira gentil a Gray – se Deus ordenasse que as variações levassem a linhagens benéficas, a seleção natural seria redundante.

Além do mais, o estudo da variação em populações doméstica e natural fornece evidências que refutam qualquer alegação de que Deus direcionou todas ou a maior parte das variações de maneira benéfica. A teoria da seleção darwinista é um processo em duas etapas – a produção da variação sem relação com as exigências adaptativas do organismo, e a perpetuação diferencial daquelas variações que servem às necessidades adaptativas. Uma vez mais, uma teoria da evolução que não pudesse ser assim descrita não seria uma teoria darwinista.

A natureza das “explicações por seleção” é um tópico que tem recebido muita atenção filosófica nos últimos anos. Quero aqui focar em apenas uma questão importante – até que ponto a aparência teleológica é simplesmente isto, uma aparência que mascara um processo causal cuja finalidade não desempenha qualquer papel?

A **aparência** de teleologia está claramente presente nas explicações darwinistas que tem, desde Darwin, falado na seleção **trabalhando somente para o bem** de cada ser. A aparência de teleologia surge da facilidade com que tanto a biologia evolutiva quanto o senso comum tomam por garantido que os animais e as plantas têm as adaptações que têm **por causa** de algum benefício ou vantagem que o organismo adquiriu por essas adaptações.

Essa é uma questão ferrenhamente contestada, e por isso vou apenas esboçar um argumento a favor de que as explicações das adaptações através da seleção são fortemente teleológicas. O leitor interessado poderá consultar a bibliografia sobre essa questão na lista de leituras fornecida ao fim deste verbete. Uma questão que penso não valer a pena discutir é se a palavra “teleologia” deveria ser substituída por “teleonomia”. Etimologicamente elas têm a mesma origem; e os argumentos filosóficos a favor da substituição repousam numa suposição histórica duvidosa – que as defesas filosóficas da teleologia sempre foram ou teístas ou vitalistas. A questão filosófica séria pode ser posta de maneira simples e direta: serão as funções que servem às adaptações uma característica central e irredutível do *explanans* nas explicações das adaptações através da seleção? Se sim, as explicações são teleológicas.⁶⁵

⁶⁵ Vale notar que essa discussão se restringe a explicações de uma adaptação dentro do enquadramento darwinista, ou seja, que faz referência à seleção natural. Se outros tipos de explicação em outros aspectos da biologia são teleológicos ou não, e se tal explicação tomaria a mesma forma é algo em aberto. Para um bom panorama dessa questão e uma defesa de uma compreensão distinta da função biológica no domínio da morfologia comparada (*vide* AMUNDSON; LAUDER, 1998).

Seria bom que começássemos com um exemplo simples e realista. Na pesquisa, realizada durante muitos anos, combinando meticuloso trabalho de campo e experimentação em laboratório, John Endler foi capaz de mostrar que os padrões de coloração dos machos nas populações de lebistes que ele estava estudando nos rios que desaguam no sul do Caribe eram consequência de um balanço entre a seleção intersexual e a seleção por predação. Para usar um exemplo inicial, ele foi capaz de testar e confirmar a hipótese de que um grupo de machos com um padrão de coloração parecido com o dos seixos no fundo das lagoas e dos cursos d'água, diferindo apenas nas pintas vermelhas resplandecentes, tinha esse padrão porque um predador comum àquelas populações, um camarão, não enxergava o vermelho. As pintas vermelhas não colocavam seus portadores em desvantagem seletiva além de também funcionarem como atrativo para o acasalamento (ENDLER 1983, 173-190). Podemos dizer que esse padrão de coloração é uma adaptação complexa que serve às funções de evitar predadores e de atração sexual. Mas que papel essas funções desempenham na explicação de por que os machos nessa população têm a coloração que têm?

Esse padrão na coloração é uma adaptação, de acordo com o darwinismo, somente se for uma produção da seleção natural (WILLIAMS 1966, 261; BRANDON 1985; BURIAN 1983). Para que seja um produto da seleção natural, tem de haver uma gama de variações de cor disponível nos recursos genético/desenvolvimentais da espécie mais ampla do que essa padrão, mas que ao mesmo tempo o inclua. Quais são então os fatores críticos na produção da sobrevivência e reprodução diferencial dos lebistes com esse padrão particular? A resposta parece ser: as consequências valiosas desse padrão, em comparação aos outros, em promover a viabilidade e a reprodução. No jargão popular (favorecido pelo próprio Darwin), esse padrão de coloração é **bom para** aqueles lebistes machos que o possuem e para os descendentes machos que o possuem; e é por isso que eles o possuem (BINSWANGER, 1990; BRANDON, 1985; LENNOX, 2002). Essa resposta reforça as abordagens dos “efeitos selecionados” ou da “etiologia das consequências” às explicações por seleção ao enfatizar que a seleção cobre as diferenças de **valor**. A razão pela qual um padrão de coloração, dentre vários, teve um valor de aptidão maior tem a ver com o **valor** desse padrão **relativo ao sucesso reprodutivo e de sobrevivência** de seus portadores.

As explicações por seleção são, assim, um tipo particular de explicação teleológica, uma explicação em que **aquela coisa que dá uma finalidade** ao caractere possuído, **sua consequência valorosa**, explica a manutenção e perpetuação diferencial do caractere na população.

3.4 As espécies e o conceito de “espécie”

Ao listar os tópicos que eu queria discutir sob a rubrica do neodarwinismo, distingui o status ontológico das espécies do status epistemológico do **conceito** de espécie. Embora sejam questões relacionadas, é importante mantê-las distintas. Como ficará claro, essa distinção é raramente reconhecida. Além disso, é igualmente importante distinguir o **conceito de espécie** das categorias de características que pertencem a uma definição de espécie (RHEINS, 2011). Avanços na compreensão teórica podem nos levar a reconsiderar que tipos de atributos são os mais importantes para determinar se um grupo de organismos é uma espécie e, por conseguinte, se merecem algum nome em nível taxonômico. Não deveríamos supor que tais mudanças constituam uma mudança no conceito de espécie, ainda que pelo menos algumas mudanças possam nos levar a restringir ou expandir o alcance dos taxa designados como espécies. Em sua contribuição à síntese neodarwinista, *Systematics and the Origin of Species* [*Sistemática e A Origem das Espécies*], Ernst Mayr nomeou o capítulo cinco de “As categorias sistemáticas e o novo conceito de espécie”. Lembre-se de que Darwin travava a categoria de espécie como sendo contínua a “variedades bem definidas” e “subespécies”, sugerindo que seus limites fossem fluidos. Sem mencionar Darwin explicitamente, Mayr toma a mesma via, discutindo as “variantes individuais” e as “subespécies” antes de discutir o conceito de espécie. Mayr nota que, a alguém que estuda o processo evolutivo, a especiação é um ponto crítico; “[...] sua interpretação do processo de especiação dependerá em ampla medida daquilo que ele considera como o estágio final desse processo, a espécie” (MAYR, [1942] 1982, p. 113). Com isso em mente, ele oferece a seguinte definição, o chamado “conceito biológico de espécie” (CBE):

Espécies são grupos de populações naturais que se inter cruzam efetiva ou potencialmente, e que estão reprodutivamente isolados de outros grupos. (MAYR, [1942] 1982; 1976, p. 518)

Mayr estava ciente das limitações dessa definição, tendo a tratado como um “ideal regulador”. Dobzhansky, em 1973, ofereceu aquilo que chamou de uma definição de espécie, mas que parece, como notado por Mayr (1976, p. 481), muito mais com uma definição de *especiação*:

[...] aquele estágio do processo evolutivo “no qual a variedade de formas antes efetiva ou potencialmente inter cruzantes segregam-se em duas ou mais variantes separadas fisiologicamente incapazes de inter cruzamento”. (p. 312)

Simpson (1943) e outros introduziram ainda mais historicidade ao conceito. São **definições** que visavam claramente a **categoria** de espécie; eles tentaram fornecer um teste, uma “medida” (MAYR, 1976, p. 497) que a princípio permita ao pesquisador decidir se um grupo de indivíduos deveria ser identificado através de um conceito único em nível de espécie como, por exemplo, “*homo sapiens*”. O teste de pertencimento a uma espécie é a *capacidade* de inter cruzamento; o teste para distinguir duas espécies é a *incapacidade* de inter cruzamento. Dobzhansky tornou transparente a importância desse teste – a transição de uma única população inter cruzante a duas populações reprodutivamente isoladas é o processo de especiação.

Ora, em cada uma dessas definições pouca atenção foi dada aos métodos efetivamente usados pelos taxonomistas e sistematas na diferenciação entre variedades de uma espécie e espécies distintas, algo ao qual Darwin prestou bastante atenção. O aparente nominalismo de Darwin acerca do conceito de espécie provavelmente veio da grande atenção que ele dava às suas próprias práticas taxonômicas e as de outras especialistas. Mas o nominalismo tipicamente combina uma perspectiva sobre a **ontologia** das espécies com o status do **conceito** de espécie. No que diz respeito à primeira questão, o nominalista insiste não haver espécies – há indivíduos mais ou menos similares. Quanto à segunda, o nominalista tipicamente insiste que o **conceito** de espécie é, na melhor das hipóteses, um agrupamento útil ou conveniente de indivíduos similares; ou, na pior, um agrupamento **arbitrário** de indivíduos similares. Uma abordagem alternativa interessante ao conceito de espécie, baseada numa sofisticada teoria multidimensional da similaridade, foi recentemente defendida em Rheins (2011).

Em seu trabalho, Mayr associa diferentes abordagens ao conceito de espécie à distinção filosófica entre essencialismo e nominalismo. Ele associa o essencialismo à perspectiva de que o **conceito** de espécie se refere a um universal ou tipo. Essa perspectiva leva ao conceito tipológico de espécie, que ele remonta de Lineu a Platão e Aristóteles e que, segundo ele, “já foi universalmente abandonada” (1976, p. 516). Vale notar que as credenciais históricas e filosóficas do “conceito tipológico de espécie” de Mayr têm sido colocadas sob suspeita (*vide* LENNOX, 1987, reimpresso em LENNOX, 2001b; WINSOR, 2001, 2006; WALSH, 2006; WILKINS, 2009). No extremo

oposto está o nominalismo, que combina a perspectiva de que apenas os indivíduos existem na natureza e que as espécies são conceitos inventados com o propósito de agrupar coletivamente esses indivíduos.

Mayr alega que seu conceito biológico de espécie (CBE) é vantajoso sobre ambos; os membros de uma espécie individual estão objetivamente relacionados uns aos outros não por uma relação compartilhada com um tipo, mas por relações causais e históricas. Podemos interpretá-lo como argumentando a favor de uma nova maneira objetiva de compreender as bases epistemológicas do agrupamento de indivíduos em espécies. Essa nova maneira de agrupar evidencia as relações históricas, genéticas e ecológicas entre os indivíduos como bases na determinação do pertencimento a uma espécie. Mayr afirma que isso é mais confiável e objetivo do que as similaridades de características fenotípicas. Isso dá sentido à importância que ele atribui ao fato de o CBE definir uma espécie de modo relacional:

[...] as espécies são definidas de modo relacional. A palavra “espécie” corresponde muito proximamente a outros termos relacionais, como, por exemplo, a palavra **irmão**. [...] Ser uma espécie diferente não é uma questão de grau de diferença, mas de distinção relacional. (MAYR, 1976, p. 518)

Mayr tem em mente que irmãos podem ou não serem parecidos; a questão de se duas pessoas são irmãs é determinada por seus laços históricos e genéticos em relação a um ancestral comum. Note, porém, que essa é uma afirmação sobre quais características, dentre as muitas possuídas por eles, deveriam ser consideradas mais seriamente na determinação da aplicabilidade do conceito “irmão”. Ou seja, é uma defesa de um tipo de essencialismo.

Vários críticos têm apontado que o essencialismo não precisa se comprometer com “tipos”, entendidos como *universalia in re*; e, em certas abordagens da essência, qualquer táxon de espécie que satisfizer os padrões do CBE, o fará em virtude de certas propriedades essenciais (embora relacionais e históricas). Num extremo, Michael Ghiselin e David Hull argumentaram que essa estrutura histórico/causal das espécies fornece bases, pelo menos na biologia evolutiva, para que as espécies sejam consideradas indivíduos.⁶⁶ Os organismos não são membros de uma classe ou conjunto, mas “partes”

⁶⁶ Mayr (1987) reconhece isso como uma extensão de suas ideias.

de uma unidade filogenética. Tomando um rumo diferente, Denis Walsh argumentou recentemente que uma forma de “essencialismo evolutivo”, bastante semelhante ao essencialismo da obra zoológica de Aristóteles, está implícito na obra de vários teóricos da biologia evolutiva desenvolvimental (WALSH, 2006).

Uma questão importante que aparece no debate sobre qual o conceito de espécie é mais adequado ao darwinismo diz respeito até que ponto o processo de classificação biológica – a taxonomia – deveria ser informado pelos avanços na teoria biológica. Além daqueles já discutidos, o pluralismo associado a Robert Brandon e Brent Mischler ou o mais radical defendido por Philip Kitcher defende que objetivos explicativos diferentes nas ciências biológicas exigirão critérios diferentes para determinar se um grupo constitui uma espécie. Os cladistas, por outro lado, empregam testes filogenéticos estritamente definidos para determinar a classificação das espécies (*vide* RHEINS, 2011).

Ao contrário de muitos outros tópicos que definem a história do darwinismo, não há uma posição bem definida sobre essa questão que possa ser identificada como “darwinista” ou “neodarwinista”. Numa coletânea de textos recente em que figura a maioria das alternativas atualmente defendidas (ERESHEFSKY, 1992), a minha suspeição é que virtualmente todos os autores se identificariam como darwinistas. Isso porque, ainda que tão diversas, as posições atualmente defendidas têm suas raízes na própria teoria e prática de Darwin (*vide* BEATTY, 1985; reimpresso em ERESHEFSKY, 1992).

Referência bibliográfica

- AMUNDSON, R., & LAUDER, G. 1994, ‘Function without Purpose: The Uses of Causal Role Function in Evolutionary Biology’, *Biology and Philosophy*, 9: 443–469.
- BABBAGE, C., 1837, *The Ninth Bridgewater Treatise*, London: Murray.
- BARRETT, P. H., and Freeman R. B., (eds.), 1988, *The Works of Charles Darwin*, Vols. 1–29, New York: New York University Press.
- BARRETT, P. H. et al., (eds.), 1987, *Charles Darwin’s Notebooks, 1836–1844: Geology, Transmutation of Species, Metaphysical Enquiries*, Ithaca NY: Cornell University Press.
- BEATTY, J., 1984, ‘Chance and Natural Selection’, *Philosophy of Science*, 51: 183–211.

- BEATTY, J., 1992, 'Teleology and the Relationship Between Biology and the Physical Sciences in the Nineteenth and Twentieth Centuries', in Durham and Purrington, 113–144.
- BINSWANGER H., 1990, *The Biological Basis of Teleological Concepts*, Los Angeles : ARI Press.
- BRANDON, Robert, 1981, 'Biological Teleology: Questions and Explanations', *Studies in History and Philosophy of Science*, 12: 91–105.
- BRANDON, Robert, 1985, 'Adaptation Explanations: Are Adaptations for the Good of Replicators or Interactors?', in Weber and Depew, 81–96.
- BRANDON, Robert, 1990, *Adaptation and Environment*, Princeton: Princeton University Press.
- BRANDON, R. and Burian, R. (eds.), 1984, *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the Units of Selection*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- BURIAN, R., 1983, 'Adaptation', in Grene, 287–314.
- DARWIN, C., 1859, *On the Origin of Species*, London: John Murray.
- DENNETT, D., 1995, *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*, New York: Simon and Shuster.
- DOBZHANSKY, T., 1937, *Genetics and the Origin of Species*, New York: Columbia University Press.
- DOBZHANSKY, T., 1970, *Genetics of the Evolutionary Process*, New York: Columbia University Press.
- DURHAM, F. and PURRINGTON R. (eds.), 1992, *Some Truer Method: Reflections on the Heritage of Newton*, New York: Columbia University Press.
- EBLE, G., 1999, 'On the Dual Nature of Chance in Evolutionary Biology and Paleobiology', *Paleobiology*, 25: 75–87.
- ENDLER, J. 1983, 'Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes', *Environmental Biology of Fishes*, 9: 173–190.
- ERESHEFSKY, M. (ed.), 1992, *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- GAYON, J., 1998, *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, Cambridge: Cambridge University Press.
- GAYON, J., 2003, 'From Darwin to Today in Evolutionary Biology', in Hodge and Radick, 240–264.
- GOTTHELF, A. and LENNOX, J. G., 1987, *Philosophical Issues in Aristotle's Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.

- GRENE, M. (ed.), 1983, *Dimensions of Darwinism*, Cambridge: Cambridge University Press.
- STEPHEN Jay Gould, 2002, *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- HERBERT, S., (ed.), 1980, *The Red Notebook of Charles Darwin*, Ithaca: Cornell University Press.
- HERSCHEL, J., 1830/1987, *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy*, Chicago: Chicago University Press.
- HODGE, J. and Radick, G. (eds.), 2003, *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press.
- HOROWITZ, T. and Massey, G., (eds.), 1991, *Thought Experiments in Science and Philosophy*, Savage MD: Rowman and Littlefield.
- HULL, D., 2001, *Science and Selection: Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science*, Cambridge: Cambridge University Press.
- HUXLEY, L. (ed.), 1901, *Life and Letters of Thomas H. Huxley, Vols. I-II*, New York: D. Appleton & Co.
- KELLER, E. Fox & LLOYD, E. (eds.), 1992, *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge MA,: Harvard University Press.
- KIMURA, M., 1992, 'Neutralism', in Fox Keller and Lloyd, 225–230.
- KITCHER, P., 1993, *The Advancement of Science: Science without Legend, Objectivity without Illusions*, Oxford: Oxford University Press.
- LAMARCK, J-B., 1809/1984, *Zoological Philosophy*, Chicago: University of Chicago Press.
- LAUDAN, L., 1976, *Progress and its Problems*, Berkeley: University of California Press.
- LENNOX, James G. 1987, 'Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology,' in Gotthelf and Lennox 1987, 339–359.
- LENNOX, J., 1991, 'Darwinian Thought Experiments: A Function for Just-so Stories', in Horowitz and Massey, 223–246.
- LENNOX, J., 1993, 'Darwin was a Teleologist', *Biology and Philosophy* 8: 409–422.
- LENNOX, J., 'Philosophy of Biology', in Salmon et al. 1992, 269–309.
- LENNOX, J., 2000, *Aristotle's Philosophy of Biology: Essays on the Origins of Life Science*, Cambridge: Cambridge University Press.
- LENNOX, J. and Wilson, B., 1994, 'Natural Selection and the Struggle for Existence' *Studies in History and Philosophy of Science*, 25: 65–80.
- LYELL, C., 1831–3/1991, *Principles of Geology, First Edition, Vol. I-III*, Chicago: University of Chicago Press.
- MILLSTEIN, R., 2000, 'Chance and Macroevolution', *Philosophy of Science*, 67: 603–624.

- OSPOVAT, D., 1980, *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838–1859*, Cambridge: Cambridge University Press.
- RHEINS, J., 2011, 'Similarity and Species Concepts', in *Carving Nature at its Joints: Natural Kinds in Metaphysics and Science*, in J. Campbell, M. O'Rourke, and M. Slater (eds.), *Topics in Contemporary Philosophy* (Volume 8), Cambridge, MA: MIT Press, 253–288..
- ROBSON, G. C. and RICHARDS, O. W., 1936, *The Variation of Animals in Nature*, London: Longmans.
- SALMON, M. et al., 1992, *Introduction to Philosophy of Science*, Indianapolis: Hackett.
- SHANAHAN, T., 1991, 'Chance as an Explanatory Factor in Evolutionary Biology', *History and Philosophy of the Life Sciences*, 13: 249–269.
- SKELTON, P. (ed.), 1993, *Evolution: A Biological and Palaeontological Approach*, London: Pearson.
- STERELNY, K. & GRIFFITHS, P., 1999, *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*, Chicago: Chicago University Press.
- UGLOW, J., 2002, *The Lunar Men: Five Friends Whose Curiosity Changed the World*, New York: Farrar, Strauss and Giroux.
- WEBER, B. and Depew, D. (eds.), 1985, *Evolution at a Crossroads: The New Biology and the New Philosophy of Science*, Cambridge MA: MIT Press.
- GEORGE Williams, 1966, *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*, Princeton: Princeton University Press.
- GEORGE Williams, 1992, *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*, Oxford: Oxford University Press.
- WALSH, D., 2006, 'Evolutionary Essentialism', *British Journal for Philosophy of Science*, 57: 425–448.
- WILKINS, J. S., 2009, *Species: A History of the Idea*, Berkeley: University of California Press.
- WILSON, D. S., 1984, 'Individual Selection and the Concept of Structured Demes', in Brandon and Burian, 272–291.
- WINSOR, M. P., 2001, 'Cain on Linnaeus: The Scientist-Historian as Unanalysed Entity,' *Studies in the History and Philosophy of Biology and the Biomedical Sciences*, 32 (2), 239–25.
- WINSOR, M. P., 2006, 'Linnaeus's Biology was not Essentialist', *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 93: 2–7.

Leitura adicional

Vida de Charles Darwin

- BROWNE, E. J. 1995, *Charles Darwin: A Biography. Vol. 1: Voyaging*, Princeton: Princeton University Press.
- BROWNE, E. J. 2000, *Charles Darwin: A Biography. Vol. 2: The Power of Place*, Princeton: Princeton University Press.
- DESMOND, A. & MOORE, J., 1992, *Darwin: The Life of a Tormented Evolutionist*, New York: Norton.
- HERBERT, S. 2005, *Charles Darwin, Geologist*, Ithaca: Cornell University Press.
- Charles Darwin: Fontes primárias*
- BARRETT, P. H. (ed.), 1977, *The Collected Papers of Charles Darwin*, 2 Vols., Chicago: University of Chicago Press.
- BURKHARDT, F. (ed.), 1985–2015, *The Correspondence of Charles Darwin*, Volumes 1–21, Cambridge: Cambridge University Press.
- CHANCELLOR, G. and John van WYHE (eds.), 2009, *Charles Darwin's Notebooks from the Voyage of the Beagle*, Cambridge: Cambridge University Press.
- KEYNES, R. (ed.), 2000, *Charles Darwin's Zoology Notes & Specimen Lists from H.M.S. Beagle*, Cambridge: Cambridge University Press.
- PECKHAM, M. (ed.), 1959, *The Origin of Species by Charles Darwin: A Variorum Text*, Philadelphia: University of Pennsylvania Press. [1st Paperback edition, 2006]
- WEINSHANK, D. et al. (eds.), 1990, *A Concordance to Charles Darwin's Notebooks, 1836–1844*, Ithaca: Cornell University Press.
- Charles Darwin's Context*
- HODGE, J. and Radick, G. (eds.), 2003, *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press.
- OWEN, R., 1837/1992, *The Hunterian Lectures in Comparative Anatomy, 1837*, Chicago: Chicago University Press.
- RUDWICK, M., 1997, *George Cuvier, Fossil Bones and Geological Catastrophes*, Chicago: University of Chicago Press.
- RUSE, M., 1999, *The Darwinian Revolution: Science Red in Tooth and Claw* (Revised edition), Cambridge: Cambridge University Press.
- RUSE, M. and Richards, R. J. (eds.), 2009, *The Cambridge Companion to the Origin of Species*, Cambridge: Cambridge University Press.
- SNYDER, L., 2010, *The Philosophical Breakfast Club*, New York: Broadway Books.

Evolução do darwinismo

- AMUNDSON, R., 2005, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*, Cambridge: Cambridge University Press.
- DEPEW, D. and Weber, B., 1995, *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*, Cambridge MA: MIT Press.
- KOHN, D. (ed.), 1995, *The Darwinian Heritage*, Princeton: Princeton University Press.
- MAYR, E., 1976, *Evolution and the Diversity of Life*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- RUSE, M. (ed.), 2013, *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought*, Cambridge: Cambridge University Press.

Filosofia e teoria evolutiva

- BRANDON, R. N., 1996, *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
- BURIAN, R. M., 2005, *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics*, Cambridge: Cambridge University Press.
- ERESHEFSKY, M. (ed.), 1992, *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, Cambridge, MA: MIT Press.
- GODFREY-SMITH, P., 2014, *The Philosophy of Biology*, Princeton: Princeton University Press.
- HULL, D. and RUSE, M. (eds.), 1998, *The Philosophy of Biology*, Oxford: Oxford University Press.
- LLOYD, E., 1994, *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, 2nd edition Princeton: Princeton University Press.
- SOBER, E., 1984, *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, Cambridge MA: MIT Press.
- SOBER, E., (ed.), 1994, *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, 2nd edition, Cambridge MA: MIT Press.
- SOBER, E., 2008, *Evidence and Evolution: The Logic Behind the Science*, Cambridge: Cambridge University Press.
- WALSH, D. M., 2015, *Organisms, Agency, and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

Recursos online

Embora haja uma abundância de sites sobre o darwinismo, estão listados abaixo os três que satisfazem o mais alto padrão acadêmico. O primeiro é o site oficial para a publicação de material no extenso Darwin Archives na Universidade de Cambridge, embora venha se tornando também o site mais comum para os textos de Darwin e bibliografia correlata. O segundo é o site oficial para a publicação online da extensa correspondência de Darwin. O terceiro site é um ponto de partida muito bom e tem ligações com sites relacionados ao contexto histórico de Charles Darwin.

- Complete World of Charles Darwin Online
- Darwin Correspondence Project
- Victorian Science: An Overview, The Victorian Web (fundado pelo University Scholars Program, National University of Singapore)

Adaptacionismo*

Autoria: Steven Hecht Ozarck & Patrick Forber

Tradução: L. H. Marques Segundo

Revisão: Perciliany M. de Souza

“Adaptacionismo” refere-se a uma família de perspectivas sobre a importância da seleção natural na evolução dos organismos, na construção das explicações evolutivas e na definição do objetivo da pesquisa em evolução. Os defensores do adaptacionismo ou “adaptacionistas” veem a seleção natural entre os indivíduos de uma população como a única causa importante na evolução de um caractere; é também típico que eles acreditem que a construção de explicações baseadas apenas na seleção natural seja a maneira mais proveitosa de se fazer progresso na biologia evolutiva e que esse empreendimento dá conta do objetivo mais importante da biologia evolutiva, que é entender a evolução das adaptações. Uma abordagem alternativa, o “pluralismo”, salienta, além da seleção natural, a contingência histórica

* OZARCK, S. H.; FORBER, P. Adaptationism. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Spring Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2017. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/spr2017/entries/adaptationism/>. Acesso em: 12 mar. 2022.

The following is the translation of the entry on Adaptationism by Steven Hecht Ozarck and Patrick Forber, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/spr2017/entries/adaptationism/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/adaptationism/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

e as restrições genéticas e de desenvolvimento como importantes causas da evolução de um caractere. Os defensores do pluralismo, ou “pluralistas”, argumentam também que a tentativa de construir uma explicação via seleção natural de um caractere não é a única maneira proveitosa de se fazer progresso explicativo e que entender a adaptação é apenas uma das várias questões importantes na biologia evolutiva. O “debate” acerca do adaptacionismo é comumente entendido como vai e vêm entre adaptacionistas e pluralistas.

Três importantes contribuições ao debate foram recentemente feitas por biólogos e filósofos. Primeiro, foram delineadas várias “nuances” de adaptacionismo; isso ajudou a clarificar as partes filosófica e biológica do debate. Segundo, clarificaram os padrões de evidência a favor e contra teses adaptacionistas; isso fornece uma compreensão mais clara de como estruturar um teste empírico a uma afirmação sobre a seleção natural e quais implicações os resultados do teste têm para o adaptacionismo. Essa clarificação tem o potencial, ainda que não completamente realizado, de melhorar tanto a prática da ciência quanto o entendimento filosófico de tal prática. Terceiro, há uma melhora na compreensão do papel potencial de influências não-seletivas na evolução de caracteres.

1 História

O debate sobre o adaptacionismo remonta em geral ao artigo de 1979, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme” [“As Ajuntas de São Marcos e o Paradigma Panglossiano: Uma Crítica ao Programa Adaptacionista”] ou simplesmente o artigo dos “Sprandels”, de Stephen Gould e Richard Lewontin. Esse artigo é importante, embora o debate, na verdade, remonte ao século XIX, estando os elementos do adaptacionismo ou do pluralismo tal como atualmente entendidos presentes na obra de Henry Bates, William Bateson, Charles Darwin, Ernst Haeckel, Herbert Spencer, Alfred Wallace, August Weissman, dentre outros. Para algum pano de fundo histórico, veja Mayer (1982) e Ruse (2003).

No início do século XX, as perspectivas sobre aquilo que agora chamamos de adaptacionismo e pluralismo eram defendidas pelos biólogos. Dentre eles, desde sempre, dois dos mais influentes biólogos evolutivos: Ronald Fischer e Sewall Wright. A ideia central do importante livro de Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection* [A Teoria Geral da Seleção Natural], de 1930, é a de que a seleção natural

é a única influência importante na evolução de caracteres. Esse é o texto central do adaptacionismo; na verdade, ele tem um lugar de honra na mente da maioria dos biólogos evolucionários, não importa sua posição sobre o adaptacionismo. Para uma comparação, confira Grafen (2003) e Kimura (1983). Lançado novamente em 1958 em edição revista e em 1999 em edição anotada, esse livro acumulou cerca de 8.400 citações em periódicos; cerca de 7.600 depois de 1975 (*Web of Science*, jun. 2010).

A perspectiva pluralista de Sewall Wright sobre a evolução foi apresentada em vários lugares, sendo os mais conhecidos o seu artigo “Evolution in Mendelian Populations” [“Evolução em Populações Mendelianas”], de 1931, e o livro *Evolution and the Genetics of Population, Vol. 3, Experimental Results and Evolutionary Deductions* [Evolução e Genética de Populações, vol. 3, Resultados Experimentais e Deduções Evolutivas], de 1977. O artigo recebeu cerca de 800 citações desde 1977 (*Web of Science*, jun. 2010).

Essas obras de Fisher e Wright são contribuições canônicas ao campo da biologia evolutiva. Elas se baseiam parcialmente em ponderações sobre a influência da seleção natural e de forças não-seletivas sobre a evolução de caracteres, especialmente em espécies como caracóis terrestres cuja variação de caracteres é facilmente distinguível (*vide* MILLSTEIN, 2007a). Essas obras, por sua vez, estimularam um debate persistente. A explosão de citações em meados de 1970 reflete o fato de que o número de biólogos interessados em ecologia e evolução aumentou perceptivelmente em comparação ao início da década de 1960, e pelo fato de a biologia evolutiva ter adquirido um status departamental separado em muitas universidades; essas mudanças foram causadas em parte pela tomada de consciência e preocupação com a poluição e com o impacto dos humanos no meio ambiente que naquela altura emergiam. Havia dois desenvolvimentos científicos centrais, embora separados, que impulsionavam a proliferação e refinamento das perspectivas adaptacionistas e pluralistas nesse período. A primeira foi o desenvolvimento extensivo de teses “estratégicas” na ecologia evolutiva, que no caso de um determinado caractere, por exemplo, a alocação de energia para a prole masculina e feminina (*vide* HAMILTON, 1967; CHARNOV, 1982), fornece uma explicação de o porquê o caractere observado é localmente ótimo. Tal tese recorre apenas à seleção natural como explicação causal importante desse caractere. O segundo desenvolvimento foi a teoria neutra em genética de populações que postula que a seleção natural desempenha pouco ou nenhum papel na determinação do DNA e na variação de uma sequência de proteínas em populações naturais (*vide* KIMURA, 1968, 1983). O primeiro desenvolvimento gerou inicialmente pouca controvérsia, embora o último

tenha gerado controvérsia imediata (*vide* DIETRICH, 1994).

Foi essa combinação de desenvolvimentos sociais, institucionais e científicos que formou o pano de fundo para o artigo de Gould e Lewontin em 1979, que pode ser melhor entendido como um evento importante, embora não singular, num debate de longa data na biologia evolutiva. Não é nem o começo do debate sobre o adaptacionismo, nem algo mais circunscrito, mas pouco mais que “a tentativa de linchamento intelectual” da sociobiologia (*vide* QUELLER, 1995; PIGLIUCCI; KAPLAN, 2000). Tais afirmações estão, na melhor das hipóteses, incorretas.

2 Diferentes nuances do adaptacionismo

O trabalho recente na filosofia da biologia (ORZACK; SOBER, 1994a; SOBER, 1996, AMUNDSON, 1998, 1990, GODFREY-SMITH, 2001) tem ajudado a expor três “nuances” de adaptacionismo; elas refletem as diferenças de crença entre os profissionais que desenvolvem e usam argumentos evolutivos. Elas representam os comprometimentos com o estado da natureza, com o modo de se fazer ciência e com aquilo que é importante estudar.

A primeira nuance, o adaptacionismo “empírico”, é a perspectiva de que a seleção natural é ubíqua, livre de restrições e fornece explicação suficiente para a evolução da maioria dos caracteres, que são “localmente” ótimos, isto é, o caractere observado é superior a qualquer alternativa que não requeira a “redefinição” do organismo (ORZACK; SOBER, 1994a). Essa é uma tese sobre a influência percebida da seleção natural de caracteres comparada a outras influências evolutivas.

A segunda nuance, o adaptacionismo “explicativo”, é a perspectiva de que explicar caracteres como adaptações resultantes da seleção natural é o objetivo central da biologia evolutiva. Essa é uma tese sobre a maior importância de alguns tipos de explicações. As opiniões diferem quanto a essa ser uma tese científica ou estética (*vide* abaixo).

A terceira nuance, o adaptacionismo “metodológico”, é a perspectiva de que a procura inicial pela adaptação via seleção natural é a abordagem mais eficiente quando se trata de entender a evolução de um determinado caractere. Isso pode ser o caso ainda de que as adaptações fossem raras (embora a maioria substancial de biólogos acredite que as adaptações sejam comuns). A crença de que as adaptações são comuns é bastante diferente da tese de que apenas a seleção natural precise ser aludida a fim de que se explique tais adaptações.

As nuances de adaptacionismo são logicamente independentes. A verdade de uma não necessariamente implica a verdade das outras. Por exemplo, poderia ser o caso de a maioria dos caracteres serem adaptações que podem ser explicadas recorrendo-se apenas à seleção natural (a primeira nuance) e ainda assim ser falso que seja mais proveitoso procurar primeiro pela adaptação (a terceira nuance). Na verdade, algumas posições intelectuais são mais circunscritas quando os adaptacionistas são defensores do adaptacionismo empírico, explicativo e metodológico (*vide* CHARNOV, 1982; DAWKINS, 1976; MAYNARD SMITH, 1978). Além disso, há muitos biólogos adeptos do adaptacionismo explicativo e metodológico mas que rejeitam explicitamente o adaptacionismo empírico (*vide* MAYR, 1983). Por outro lado, alguns biólogos rejeitam todas as três nuances de adaptacionismo (*vide* CARROLL, 2005; WAGNER *et. al.*, 2000; WEST-EBERHARD, 2003). Há muitos casos de explicações adaptacionistas e pluralistas rivais da mesma biologia. Por exemplo, Cain e Sheppard (1954) e Lamotte (1959) apresentaram notoriamente explicações rivais de caracteres morfológicos em caracóis terrestres; Ackermann e Cheverud (2004) testaram explicações adaptacionistas e pluralistas da diversificação da evolução morfológica de humanos e seus ancestrais; Millstein (2007b) ilustra as diferenças entre o adaptacionismo e o pluralismo apresentando a mesma biologia (de uma proteína de choque térmico) a partir de ambas as perspectivas.

A distinção entre as nuances de adaptacionismo foi um avanço importante em nossa compreensão biológica e filosófica. Essas nuances diferem em implicações práticas para a biologia evolutiva. Discutiremos cada uma delas em detalhe.

2.1 Adaptacionismo Empírico

Godfrey-Smith (2001, p. 336) definiu o adaptacionismo empírico com se segue:

A seleção natural é uma força poderosa e ubíqua, havendo poucas restrições à variação biológica que a alimenta. É possível, em larga escala, prever e explicar o resultado do processo evolutivo levando-se em conta apenas o papel desempenhado pela seleção. Nenhum outro fator evolutivo tem esse grau de importância causal.

Essa definição capta duas crenças importantes dos adaptacionistas. A primeira é a de que a seleção natural rege todos os aspectos importantes da evolução de um caractere e que outras influências evolutivas terão pouca consequência pelo menos em longo prazo. A segunda é que a ordem da natureza é uma consequência da seleção natural. Parker e Maynard Smith (1990) fornecem um importante exemplo dessa abordagem.

O adaptacionismo empírico é considerado tipicamente descritivo da evolução de caracteres diretamente observáveis tal como o comprimento de perna (*vide* VELLA, 2008). Uma vertiginosa variedade de caracteres tem sido analisada da perspectiva do adaptacionismo empírico; muitos exemplos específicos podem ser encontrados em Hardy (2002), Stephens *et. al.* (2007) e Westneat e Fox (2010). Muitos proponentes do adaptacionismo empírico concedem que aspectos importantes da evolução do DNA e de sequências de proteína são poucos influenciados pela seleção natural.

A implicação metodológica importante do adaptacionismo empírico provém do poder causal que ele atribui à seleção natural: uma discrepância aparente entre os dados e as previsões de um modelo de otimalidade⁶⁷ deveria ser resolvida através da rejeição desse modelo e o desenvolvimento de um novo. Isso é justificado pelo apelo ao nosso conhecimento “sempre” imperfeito da natureza (*vide* CAIN, 1989). Isso contrasta com a perspectiva pluralista: tal discrepância poderia muito bem fornecer evidência contra a seleção natural.

Muitas perspectivas contrárias ao adaptacionismo empírico foram enunciadas. Algumas abandonam a seleção natural completamente (ou quase isso), tal como o estudo da evolução molecular, em que há explicações evolutivas neutras para muitas características do genoma (*vide* LYNCH, 2007b). Algumas conservam a seleção natural como uma força evolutiva importante dentro das populações embora endossem outras forças (*vide* CRESPI, 2000; GOODWIN, 2001; CARROLL, 2005), ao passo que outros vão além e invocam a seleção natural entre populações ou espécies ao lado da seleção natural dentro das populações (GOULD, 2002; JABLONSKI, 2008).

⁶⁷ N.T.: *Optimality models* em inglês. É comum encontrarmos na bibliografia especializada, em português, tanto “modelos de otimalidade” quanto “modelos de otimização”. Neste texto, optei pela primeira expressão.

2.2 Adaptacionismo explicativo

Godfrey-Smith (2001, p. 336) definiu o adaptacionismo explicativo deste modo:

O desígnio aparente dos organismos e as relações de adaptabilidade entre os organismos e seu meio são as **grandes questões**, os fatos surpreendentes da biologia. Explicar esses fenômenos é a missão intelectual central da teoria evolutiva. A seleção natural é a chave para resolver esses problemas; a seleção é a **grande resposta**. Porque ela responde às grandes questões, a seleção tem uma importância explicativa única dentre os fatores evolutivos.

O adaptacionismo explicativo é visto por seus proponentes (*vide* DAWKINS, 1976, DENNETT 1995 e GRIFFITHS 2009) como importante porque organiza a pesquisa em torno da compreensão de como a seleção natural subjaz ao mundo à nossa volta. Nesse sentido ela pode ser vista como uma tese estética intestável ao invés de uma tese científica. Ela é, no mínimo, uma tese sobre o objetivo adequado da ciência enquanto manifestação da razão e das luzes humanas. Amundson (1988, 1990) defende que o adaptacionismo explicativo é uma posição sobre o mundo natural e os produtos da investigação científica, e não uma perspectiva sobre a biologia ou sobre como melhor se fazer ciência. O adaptacionismo explicativo, porém, pode ter implicações normativas para os biólogos evolutivos, caso sua adoção seja necessária para a construção de explicações sensatas na biologia desenvolvimental e na fisiologia (GRIFFITHS, 2009). Vista como uma tese estética, o adaptacionismo explicativo não tem implicações empíricas para a ciência, mas tem implicações para o debate público sobre a relevância da biologia para a nossa imagem da humanidade. Em particular, Dennett e Dawkins argumentam que essa perspectiva rebate o argumento teológico do desígnio e vindica uma perspectiva humanista secular.

Os biólogos que não subscrevem o adaptacionismo explicativo veem a missão central da biologia evolutiva de modo diferente. Por exemplo, muitos sistematas acreditam que descrever a história da vida é a missão central da biologia evolutiva; ao fazê-lo, poderíamos ser agnósticos quanto às forças evolutivas que influenciam essa história (*vide* HULL, 1988; FELSENSTEIN, 2004).

2.3 Adaptacionismo metodológico

Godfrey-Smith (2001, p. 337) definiu o adaptacionismo metodológico do seguinte modo:

A melhor maneira de os cientistas abordarem os sistemas biológicos é procurar por características de adaptação e de bom *design*. A adaptação é um bom “conceito organizador” para a pesquisa evolutiva.

Essa é uma afirmação sobre a eficiência de ferramentas. Não importa o quão incorreto possa ser em última instância invocar a seleção natural como explicação suficiente de um caractere; é a maneira mais direta possível de encontrar uma explicação causal verdadeira para um caractere. O adaptacionismo metodológico difere claramente do adaptacionismo empírico no que diz respeito ao primeiro reconhecer a possibilidade de a seleção poder mostrar-se por fim não ter grande influência na evolução de um dado caractere. Além do mais, um adaptacionista metodológico pode aceitar que a discrepância entre os dados e as previsões de um modelo de seleção natural possa ser resolvida concluindo-se que esse caractere foi pouco influenciado pela seleção natural, ao invés de concluir que o modelo seja incorreto.

Um argumento potencial contra o adaptacionismo metodológico é que, no que tange o avanço do conhecimento, uma mistura de abordagens distintas é superior a uma abordagem única (KITCHER, 1993). Permitir a divisão do trabalho cognitivo pode ser uma coisa boa; talvez a biologia evolutiva se beneficie de uma gama de estratégias metodológicas com graus de riscos diferentes. Isso contrasta com a perspectiva de que abordagens múltiplas com suposições conflitantes constitui um obstáculo.

As perspectivas contrárias ao adaptacionismo metodológico vão de perspectivas fortes que negam que a adaptação seja um bom conceito norteador a perspectivas que privilegiam diferentes explicações. Por exemplo, o argumento de Gould e Lewontin (1979) para se levar em conta explicações baseadas em restrições do “*Bauplan*”⁶⁸ anteriores ou concomitantes a explicações seletivas é um exemplo de antiadaptacionismo metodológico.

⁶⁸N.T.: Bauplan é um termo alemão para “plano estrutural” ou “plano de construção”. O termo foi introduzido na zoologia de maneira definitiva por Joseph Henry Woodger, em 1945.

3 Testes e padrões de evidências

Uma parte importante do debate sobre o adaptacionismo trata do teste das hipóteses adaptativas e não-adaptativas. A crença de que a prática científica na biologia adaptativa não adere aos padrões adequados de evidência motiva muitas das críticas ao adaptacionismo. Essa preocupação tem sido levada a sério por muitos biólogos evolutivos; por exemplo, Rose e Lauder (1996) afirmaram que a tarefa central da biologia evolutiva é articular um “adaptacionismo pós-*Sprandels*”, uma tarefa que envolve o aperfeiçoamento de métodos de testagem através da inclusão de dados comparativos e moleculares, a condução de estudos cuidados de longo alcance tanto no laboratório quanto na natureza e a incorporação de um entendimento mais compreensivo do desenvolvimento e da restrição.

Vamos agora discutir a testagem do adaptacionismo em si e das implicações associadas ao teste das hipóteses evolutivas em geral, e o tipo de dificuldades epistêmicas a serem contornadas. Vamos realçar a maneira pela qual o debate tem conduzido ao aumento na compreensão da importância dos métodos filogenéticos, da viabilidade dos modelos de otimalidade como ferramentas para a testagem de hipóteses adaptativas e de se hipóteses restritivas são rivais às hipóteses adaptativas ou se fornecem o pano de fundo contra o qual testamos hipóteses sobre os processos evolutivos.

3.1 Testando o adaptacionismo

Orzack e Sober (1994a, 1994b, 1996, 2001) e, também, Orzack (2008) propuseram uma abordagem para a testagem do adaptacionismo empírico. Na perspectiva deles, a verdade do adaptacionismo empírico é um resultado possível da testagem dos modelos de otimalidade, opondo-se a algo decidido *a priori*.

A proposta deles, *Adaptationism Project* [“Projeto Adaptacionismo”], envolve a reunião de tipos específicos de análises dos caracteres a fim de avaliar a frequência relativa e a importância da seleção natural pelo reino biológico. Para contribuir para um teste de reunião [*ensemble test*], uma análise tem de incluir uma avaliação do ajuste quantitativo do modelo de otimalidade e da heterogeneidade dentro da população do ajuste das previsões. Confira abaixo Orzack e Sober (1994a) para o motivo pelo qual essas avaliações são necessárias. Atualmente, há poucas análises de caracteres que contêm esses elementos; após extensiva revisão bibliográfica,

Orzack e Sober identificaram apenas Brockmann e Dawkins (1979), Brockmann *et al.* (1979), Orzack e Parker (1990) e Orzack *et al.* (1991) como análises contendo as avaliações necessárias.

É claro que para conduzir um teste de reunião é preciso confrontar dificuldade metodológicas importantes, incluindo a maneira pela qual escolher populações e espécies para análise e pela qual muitos casos são necessários para fornecer um teste adequado. O nome “Projeto Adaptacionismo” presta homenagem ao paralelo “Projeto Genoma Humano”; ambos foram conduzidos por um consórcio de investigadores e exige a organização avançada do processo pelo qual o conhecimento é reunido (ao invés apenas de reuni-lo). Esse é um projeto ambicioso, embora um projeto exequível. Confira o projeto “Genoma 10K”, que é também um esforço para criar uma reunião de dados sem precedentes (GENOMA 10K, 2009).

Testes de reunião têm um longo precedente na biologia e na biologia evolutiva, embora nenhum pareça ter sido organizado prospectivamente. Por exemplo, temos a conclusão de que “quase toda” especiação ocorre via isolamento geográfico (MAYR, 1963) ou que o código genético é “aproximadamente” universal (CRICK, 1968). Uma dessas afirmações, ou ambas, poderiam ser verdadeiras embora o conhecimento empírico atual que as geraram não esteja ainda que remotamente próximo de se basear em uma amostra de organismos que pudesse ser considerada representativa de todas as espécies.

O adaptacionismo empírico é tanto uma tese sobre a frequência relativa da seleção natural pelas histórias evolutivas quanto sobre o poder da seleção natural de vencer barreiras e a contingência. O teste de reunião de Orzack e Sober (1994a, 1994b) da verdade do adaptacionismo empírico é estruturado da seguinte forma, para qualquer caractere **T**. Para contribuir para o teste de reunião, a análise do caractere tem de permitir ao investigador que confirme uma das seguintes hipóteses sobre o poder da seleção natural:

(U) A seleção natural desempenhou algum papel na evolução de **T**. (U denota a ubiquidade, uma vez que a proposição se aplica a muitos caracteres).

(I) A seleção natural foi uma causa importe da evolução de **T**. (I denota a importância).

(O) A seleção natural é uma explicação suficiente da evolução de **T**, e **T** é localmente ótimo. (O denota a otimalidade).

Orzack e Sober afirmaram que o adaptacionismo empírico é uma generalização de (O), nomeadamente, que a seleção natural é uma explicação suficiente para muitos caracteres (não-moleculares) e que esses caracteres são localmente ótimos.

Orzack e Sober forneceram um protocolo específico para avaliar se O é verdadeiro para um caractere particular. Ele envolve a comparação da precisão preditiva de um modelo evolutivo “censurado”, um modelo que envolve apenas a seleção natural, com um modelo alternativo “não censurado” que faz referência a influências evolutivas adicionais, tal como a deriva genética (mudança de caractere aleatória causada pelo fato de o número da população ser finito) ou restrições causadas por conta de o caractere ser determinado geneticamente ou pelo desenvolvimento. Se o modelo censurado for quantitativamente preciso e não houver heterogeneidade no ajuste das previsões e o modelo não-censurado falhar em ambos, então pode-se inferir que a seleção natural é uma explicação suficiente do caractere T. Os modelos de otimalidade incorporam a proposição (O) assumindo que a seleção natural é a única influência importante na evolução do caractere; o resultado, presumivelmente, é que a evolução de um caractere maximiza a aptidão individual. É claro que um modelo de otimalidade, assim como qualquer modelo evolutivo, tem de incluir suposições e restrições de fundo que ancorem a análise “local” do caractere em causa. Dadas essas suposições, porém, a seleção natural acaba por agir sem restrições sobre esse caractere.

Há alguma controvérsia quanto ao protocolo para testar se a seleção natural é uma explicação suficiente de um caractere. Brandon e Rausher (1996) objetaram que a otimalidade local é uma tese distinta e por isso testes para a importância da seleção natural não deveriam usar modelos de otimalidade, cujo uso eles chamam de “roubo”; eles pensam que tais modelos são genericamente incompatíveis com aspectos universais da biologia dos organismos. Eles também implicam com o modo pelo qual a precisão preditiva dos modelos censurados e não-censurados deveria ser avaliada. Godfrey-Smith (2001) observa que os modelos de testagem censurados e não-censurados tipicamente possuem complexidade diferentes. Modelos mais complexos geralmente se adequam melhor aos dados, mas correm o risco de obscurecer a tendência subjacente ou comprometer a precisão preditiva – pode haver um problema de sobreajuste escondido. Confira Gauch (2003) para uma prévia sobre o problema do ajuste de curvas.

Estender esse enquadramento a caracteres moleculares, em que a evolução completamente neutra é uma explicação plausível, requer a expansão do conjunto de hipóteses sobre a seleção. Teria de incluir:

(N) A seleção natural não desempenha qualquer papel na evolução de T. (N denota a neutralidade).

Alguns argumentam que **N** dificilmente seja verdadeira, se é que o é (*vide* GILLESPIE, 1991), ao passo que outros argumentam a favor do contrário (*vide* KIMURA, 1983; LYNCH, 2007). Um teste de reunião que envolva caracteres moleculares ajudaria a resolver essa controvérsia. Além disso, necessita-se que se torne mais precisa a noção de otimalidade em nível molecular. Um caractere molecular precisa ter uma consequência fenotípica identificada. A tentativa de identificar tal consequência provavelmente envolverá uma combinação de análises moleculares, bioquímicas e fenotípicas bastante detalhadas. Porém, a despeito da dificuldade com as análises necessárias, há afirmações quanto à otimalidade de vários caracteres moleculares. Um exemplo canônico é a afirmação de que a triose-fosfato isomerase, uma enzima envolvida na glicólise em animais, fungos, plantas e algumas bactérias, é cataliticamente “perfeita” (ALBERY; KNOWLES, 1976); essa é uma afirmação de que a hipótese **O** é verdadeira. Para caracteres moleculares, a avaliação da influência da seleção natural, isto é, distinguir entre a hipótese **N** das hipóteses **U** e **I**, é facilitada pela degeneração do código genético e pela existência de regiões não-codificantes do genoma. Esperamos heterogeneidade da influência percebida da seleção natural entre sítios no genoma e diferenças nas taxas evolutivas entre sítios onde a mudança em uma base do DNA altera a sequência da proteína e entre aqueles sítios em que não altera (*vide* GRAUR; LI, 2000; KREITMAN; AKASHI, 1995; NIELSEN, 2005; YANG, 2006).

3.2 Testando as hipóteses adaptativas

O debate sobre o adaptacionismo contém uma dialética sobre quais hipóteses deveriam ser incluídas numa análise da adaptatividade de um caractere. Isso é crucial, pois as avaliações do apoio evidencial dependem de quais hipóteses nós consideramos (*vide* SOBER, 1990; EARMAN, 1992). Temos de considerar todas as hipóteses a fim de fornecer boa evidência a favor de uma hipótese

(STANFORD, 2006; FORBER, 2010). Uma queixa pluralista comum é a de que o adaptacionista negligencia esse padrão de evidência. Tal padrão inclusivo é essencial porque muitas trajetórias evolutivas diferentes podem levar ao mesmo resultado. Como escreveram Gould e Lewontin (1979), “É preciso não confundir o fato de uma estrutura ser usada de uma forma [...] com a razão evolutiva primária para a sua existência e confirmação”. Além do mais, diferenças sutis na história evolutiva podem levar a resultados evolutivos diferentes (BEATTY; DESJARDINS, 2009). Assim, não podemos concluir que a seleção natural desempenhou um papel importante na evolução de algum caractere só porque temos uma hipótese adaptativa plausível em mente. Na verdade encontrar evidência disponível para uma hipótese adaptativa (ou não-adaptativa) é difícil porque carecemos de um bom acesso epistêmico à história evolutiva. Essa falta de acesso constitui uma premissa na crítica feita por Gould e Lewontin e motiva a exigência de avaliação dos métodos de testagem na biologia evolutiva, especialmente aqueles métodos que consideram apenas hipóteses adaptativas sem qualquer interesse pelas rivais não-adaptativas. Os biólogos têm continuado a desenvolver novos métodos de testagem para tal (*vide* ROSE; LAUDER, 1996; HANSEN *et al.* 2008).

Esse aspecto do debate sobre o adaptacionismo conecta-se a uma questão epistemológica geral na filosofia da ciência: a subdeterminação da teoria pela evidência. As hipóteses evolutivas são tipicamente subdeterminadas pela evidência disponível. Em princípio, hipóteses rivais produzem comprometimentos diferentes com a natureza da história evolutiva, mas na prática essas hipóteses são empiricamente indistinguíveis dada a evidência disponível. Os filósofos discordam sobre as consequências dessa subdeterminação para a nossa compreensão da ciência biológica (TURNER, 2005; STANFORD, 2006). Contudo, há um acordo de que o problema da subdeterminação deveria ser tratado através do desenvolvimento e uso de testes que discriminam entre hipóteses rivais.

As relações evidenciais dependem das hipóteses que compararmos, e, por isso, bons métodos de testagem deveriam incluir todas as hipóteses rivais. Se não incluirmos uma hipótese rival relevante, por exemplo, uma que enfatize uma restrição desenvolvimental, então podemos não ter encontrado evidência suficiente a favor da hipótese adaptativa. Deixar de contrastar explicações adaptativas com explicações não-adaptativas enfraquece qualquer análise adaptacionista (FORBER, 2009).

As hipóteses evolutivas produzem uma variedade de comprometimentos com o desenvolvimento, com a ecologia, com a genética e com a história. Como resultado, uma hipótese adaptativa faz contato com a história evolutiva somente

em conjunção com uma quantidade de hipóteses auxiliares. O argumento mais convincente a favor de uma hipótese adaptativa incluirá uma variedade de evidências, especialmente dados independentes que confirmem as diferentes facetas de uma hipótese evolutiva (LLOYD, 1988). A análise de um protocolo de teste para hipóteses evolutivas feita por Sober (2008) deixa claro o papel das hipóteses auxiliares e avalia a força evidencial de diferentes resultados observados. Ele fornece uma análise de se é o caso e como a adequação entre um modelo de otimalidade e a população observada favorece a seleção natural em detrimento da deriva genética.

3.3 Ancestral comum e adaptação

O debate sobre o adaptacionismo tem ajudado a clarificar a importância dos métodos comparativos para o teste de hipóteses adaptativas.

O parentesco entre as espécies devido a um ancestral comum pode reduzir a quantidade de evidência aparentemente independente disponível a favor ou contra determinada hipótese evolutiva. Espécies com um ancestral comum recente podem ter herdado o mesmo caractere de um ancestral ao invés de a terem evoluído independentemente uma da outra. Os métodos comparativos ajudam a avaliar até que ponto um conjunto de espécies próximas fornece evidência independente a favor ou contra uma determinada hipótese evolutiva (HARVEY; PAGEL, 1991). A tomada de consciência geral sobre a necessidade de se usar tais métodos veio à tona durante as décadas de 1960 e 70, em um debate entre sistematas, àquela época mais restrito, sobre como criar classificações de organismos que fossem “científicas” e, como tal, fornecessem receitas transparentes ao invés de receitas “privadas” e não-científicas. Esse debate gerou uma tremenda controvérsia (HULL, 1988) e encorajou o desenvolvimento de métodos de correção estatística para a dependência entre os valores para caracteres de uma espécie na avaliação de uma hipótese adaptativa (FELSENSTEIN, 1985; HARVEY; PAGEL, 1991). Além disso, compreendeu-se de maneira mais ampla que a afirmação de que um caractere evoluiu em resposta a outro é enormemente reforçada pela confirmação filogenética; a história da aquisição de um caractere tem de ser consistente com a hipótese. Confira Maddison (1990) e as referências lá indicadas.

Esses desenvolvimentos são salutares por mostrarem aos biólogos como melhor testar uma hipótese adaptativa e por ter clarificado as suposições filogenéticas necessárias ao teste das hipóteses adaptativas (SOBER; ORZACK, 2003). São,

por isso, aperfeiçoamentos metodológicos que em geral têm tido recepção positiva entre os filósofos da biologia (*vide* STERELNY; GRIFFITHS, 1999). Muitos biólogos concordam, embora a controvérsia permaneça. Alguns reconhecem a importância potencial dos métodos comparativos, embora apontem limitações que possam reduzir sua utilidade (REEVE; SHERMAN, 2001, LEROI *et al.*, 1994). Essas críticas são, desse modo, consistentes com o adaptacionismo metodológico. Outros veem qualquer alusão a potenciais influências não-adaptativas sobre a evolução de um caractere como equivocada; desse ponto de vista a importância dos métodos filogenéticos reside na capacidade de auxiliarem a revelar a história completa da seleção natural desse caractere (GRAFEN, 1989). Essa crítica, por isso, é também consistente com a adoção do adaptacionismo empírico.

4 Modelos de otimalidade descrevem a evolução?

A discussão o sobre o uso dos modelos de otimalidade para a compreensão da evolução é parte central do debate acerca do adaptacionismo, embora alguns acreditem não haver qualquer conexão necessária entre os modelos de otimalidade e o adaptacionismo (POTOCHNIK, 2009). Embora muitos biólogos acreditem que os modelos de otimalidade sejam úteis, a questão de se a evolução por seleção natural tende a produzir caracteres ótimos é controversa (*vide* DUPRÉ, 1987).

Os modelos de otimalidade, ao se focarem na seleção natural, relegam ao segundo plano as contingências da história e as restrições genéticas e desenvolvimentais. Grande parte do trabalho feito em teoria evolutiva dos jogos adota essa abordagem. A maioria dos modelos de teoria dos jogos é usada para descrever a evolução, por seleção natural, de um comportamento estratégico visando uma situação ótima local através de uma estratégia evolutivamente estável (MAYNARD SMITH, 1982). Porém, confira também Orzack e Hines (2005), Huttegger (2010), dentre outros. Essa abordagem pressupõe haver seleção direta sobre o caractere em análise. Justifica-se isso geralmente recorrendo-se à existência de uma “boa adequação” entre o caractere e a sua atual função (MAYNARD SMITH, 1978) ou à ubiquidade da seleção natural na natureza (MAYR, 1983). O artigo dos *Spandrels* visava esses argumentos gerais a favor desses modelos de otimalidade.

Os biólogos têm descoberto várias formas pelas quais os detalhes genéticos da determinação de um caractere e/ou os detalhes ecológicos da população podem evitar a evolução de otimalidades. Por exemplo, a interação entre loci (ligação

gênica [*linkage*] ou pleiotropia) pode evitar que o fenótipo ótimo se fixe numa população, evitando com isso a maximização da aptidão média (MORAN, 1964). Tal desvio do estado mais alto de aptidão é chamado de carga genética. A resposta adaptacionista padrão é a de que as restrições genéticas e ecológicas são eliminadas ao longo do tempo evolutivo através da introdução de nova variação genética via mutação (PARKER; MAYNARD SMITH, 1990).

Embora essa controvérsia tenha sido facciosa (SCHWARTZ, 2002), há prospectos para uma síntese. Em primeiro lugar, Eshel e Feldman (2001) distinguiram entre “evolução a curto prazo”, a dinâmica evolutiva de um grupo fixo de genótipos, e “evolução a longo prazo”, surtos de evolução em curto prazo intercalados com introduções de nova variação genética. Eles notaram (p. 162) que “a evolução a longo prazo ocorre através de uma sequência infinita de transições de um conjunto fixo de genótipos a outro conjunto fixo de genótipos, estando cada um desses conjuntos sujeitos à evolução a curto prazo [...]”. As otimalidades comumente não estão acessíveis em curto prazo devido às restrições impostas à variação disponível. A variação genética, porém, pode ser introduzida no decorrer do longo prazo de modo que a população alcance, por fim, a otimalidade. O importante é que entendamos como os aparentes impedimentos de curto prazo à otimalidade podem ser resolvidos no longo prazo. As mutações têm de aparecer o momento exato e a ecologia tem de continuar estável no longo prazo; se essas condições são satisfeitas com frequência na natureza a ponto de justificar a abordagem da otimalidade é uma questão empírica (*vide* HAMMERSTEIN, 1996). O segundo prospecto para a síntese é a proposta de Wilkins e Godfrey Smith (2009) de que a verdade do adaptacionismo empírico, e da aplicação concomitante dos modelos de otimalidade, depende da “granulação” da resolução pretendida em relação à análise evolutiva. Em alta resolução, em que há poucos picos no cenário adaptativo, a maior parte das populações observadas tem de estar nesses picos ou próximo deles. O adaptacionismo é apropriado nessa resolução. Se dermos um “zoom” e olharmos para o cenário maior em regiões mais amplas do morfoespaço, a situação muda. Em baixa resolução, grande parte do morfoespaço é vazio e restrições explicam geralmente por que certas regiões permanecem inexploradas pela evolução biológica. O adaptacionismo é inapropriado nessa resolução.

Finalmente, o foco na modelagem de otimalidade junto com o adaptacionismo tem levado a um estabelecimento preciso de como a natureza da adequação entre os dados e as previsões do modelo de otimalidade influenciam o grau de apoio evidencial à hipótese adaptativa (ORZACK; SOBER, 1994a, 1994b). O acordo

qualitativo por si só não é suficiente para a aceitação de hipótese da otimalidade local. Ao invés, o acordo quantitativo e uma avaliação da natureza da heterogeneidade entre indivíduos são necessários para a aquisição de evidência a favor da otimalidade; sem esses componentes de teste, a aceitação da hipótese de otimalidade não possui garantia (*vide acima*).

5 Serão as hipóteses de restrição alternativas genuínas às hipóteses adaptativas?

Uma questão no debate sobre o adaptacionismo e os modelos de otimalidade diz respeito a se as hipóteses de restrição contam como alternativas genuínas às hipóteses adaptativas. Gould e Lewontin (1979) veem as hipóteses de restrição como rivais às hipóteses adaptativas enquanto explicações dos caracteres. Os defensores dos modelos de otimalidade (*vide* MAYNARD SMITH, 1978; ROUGHGARDEM, 1998) consideram o conjunto de restrições evolutivas como pano de fundo de qualquer modelo de otimalidade. O conjunto restritivo pode incluir restrições genéticas e desenvolvimentais à variação e transmissão, embora seja a seleção natural que conduza a evolução e, por conseguinte, explique o caractere consideradas tais restrições. Os defensores dos modelos de otimalidade tratam as restrições como algo pressuposto pelas hipóteses adaptativas. Diversos críticos do adaptacionismo pensam que esse tratamento das restrições subvaloriza o papel das próprias restrições na explicação da forma e novidade evolutivas.

Os processos de desenvolvimento podem limitar o espectro das trajetórias evolutivas disponíveis a uma linhagem. Maynard Smith *et al.* (1985, p. 266) definiram uma restrição ao desenvolvimento como “um desvio na produção de fenótipos variantes ou na limitação à variabilidade fenotípica causada pela estrutura, pelas características, pela composição ou pela dinâmica do sistema de desenvolvimento”. Mais recentemente a definição de restrição tem se tornado mais refinada (*vide* WAGNER; ALTENBERG; WINTHER, 2001).

Parte da controvérsia acerca das restrições pode ser resolvida fazendo-se a distinção entre “restrição à adaptação” e “restrição à forma” (AMUNDSON, 1994). Na primeira, certas trajetórias são menos prováveis porque requerem que as populações abandonem a otimalidade local ou os “picos” no cenário adaptativo. Nesse caso, a seleção natural limita as trajetórias evolutivas potenciais. No último caso, certas trajetórias não estão disponíveis devido à estrutura do sistema de desenvolvimento atual.

Os defensores dos modelos de otimalidade argumentam normalmente que construir e testar tais modelos fornece a melhor forma de identificar e descobrir restrições evolutivas e que essas restrições podem, por sua vez, ser usadas para construir melhores modelos de otimalidade (AMUNDSON, 1994; SEGER; STUBBLEFIELD, 1996). Muitos biólogos que analisam a evolução do desenvolvimento ou a “evo-devo” usam um conjunto diferente de técnicas investigativas moleculares e morfológicas para trazer à tona importantes e robustas restrições desenvolvimentais (*vide* MÜLLER; NEWMAN, 2003; KIRSCHNER; GERHART, 2005). Eles objetam que o conceito de otimalidade é uma ferramenta pobre para a investigação. O reconhecimento de dois tipos de restrições resolve essa disputa. Vemos então que a modelagem de otimalidade geralmente implica a incorporação ou descoberta de restrições à adaptação, ao passo que os estudos da evolução e do desenvolvimento investigam as restrições à forma. Um entendimento completo da história evolutiva requer uma síntese dessas abordagens.

Hipóteses de restrições genéticas e de desenvolvimento não invocam processos causais da mesma forma que as hipóteses adaptativas. Será que essas diferentes hipóteses competem umas com as outras? Esse ponto do debate sobre o adaptacionismo conecta a biologia a um enigma importante sobre a natureza da causalidade e da explicação. Se a explicação equivale à identificação de causas, então as restrições têm de ser causas que expliquem os resultados evolutivos. Mas de que modo impedimentos podem exercer uma influência causal na trajetória evolutiva de uma linhagem? Uma possível resposta é que não exercem qualquer influência causal – são apenas o pano de fundo contra o qual a seleção natural opera. Tal perspectiva trata as causas como parte de um processo, ou como envolvendo algum tipo de transferência de energia (DOWE, 2008). Essa perspectiva da causalidade vindica a perspectiva adaptacionista de que o conjunto de restrições é pressuposto por qualquer hipótese adaptativa respeitável. Para os adaptacionistas, as novas restrições indicam apenas que precisamos construir novos modelos. A testagem é então uma questão de comparar hipóteses adaptativas diferentes que têm restrições diferentes. A outra resposta possível é a de que as restrições exercem influência causal na evolução porque elas evitam que trajetórias evolutivas produzam alguns resultados. Essa perspectiva é consistente com as abordagens contrafactual e intervencionista à causalidade, como a defendida por Woodward (2003), e vindica o tratamento das restrições como alternativas genuínas às hipóteses adaptativas.

Ligar esse debate a ideias filosóficas sobre a causalidade pode nos ajudar a avaliar se restrições evolutivas contam como alternativas genuínas. As restrições

são definidas com **desvios ou limitações** à produção de variação. Da perspectiva da causalidade, essa é uma combinação heterogênea. As restrições que desviam uma linhagem de certas trajetórias evolutivas parecem com causas probabilísticas produtivas e evitam certos emaranhamentos conceituais que enfrentam limitações. As inovações na constituição do desenvolvimento de um organismo podem provocar novas mudanças e tornar trajetórias evolutivas subsequentes mais prováveis, uma marca de um fator causal. Isso ajuda a clarificar a importância da inovação evolutiva. As inovações que produzem desvios podem ser cruciais na explicação das grandes transições evolutivas, como a emergência dos organismos multicelulares (STERELNY, 2008). Quando certas mudanças tornam mais prováveis novos resultados evolutivos, elas se tornam parte da explicação desses novos resultados. Tais desvios contam como influências causais probabilísticas, uma vez que alteram a probabilidade de uma linhagem seguir certas trajetórias evolutivas (HITCHOCK, 2008).

Quanto a limitações serem consideradas como causas e, por conseguinte, explicarem resultados evolutivos, trata-se de algo mais problemático. Uma perspectiva prevalente na biologia evolutiva é que as restrições têm de ser consideradas influências causais, não importa qual seja a abordagem da causalidade, seja por prevenção ou por omissão. Para uma discussão, confira Woodward (2003). Gould e Lewontin (1979) adotaram essa posição. Sansom (2003) argumentou que o debate sobre a importância evolutiva das restrições é equivalente à questão sobre as contribuições causais relativas da restrição e da seleção natural aos resultados evolutivos. A contribuição causal da restrição pode ser avaliada pelo uso de dados comparativos a fim de comparar resultados evolutivos de linhagens com e sem a restrição em questão. Se há alguma diferença, então a restrição tem uma influência causal identificável, todas as coisas permanecendo as mesmas. Pigliucci e Kaplan (2000, 2006) propuseram um protocolo de teste baseado em matrizes estocásticas no qual as probabilidades da mudança evolutiva são especificadas sob seleção natural e sob uma ou mais hipóteses de restrição concorrentes, de tal modo que se torna possível testar a seleção natural contra a restrição. A avaliação da viabilidade dessa abordagem requer mais análise filosófica.

Qualquer que seja a posição sobre as restrições contarem como causas, a lição a ser tirada dessa parte do debate sobre o adaptacionismo é a de que é essencial especificar precisamente as hipóteses evolutivas rivais. Há muitos exemplos de tal especificação precisa na bibliografia da biologia. Por exemplo, Frank (1985) e Stubblefield e Seger (1990) analisaram a influência da proporção sexual ótima de diferentes restrições à informação disponíveis aos pais; Lloyd (2005) descreveu

o apoio evidencial para explicações da evolução do orgasmo feminino. A análise de Lloyd apoia a proposta de Symons (1979) de que o orgasmo feminino existe devido a uma restrição desenvolvimental em combinação com uma seleção forte para o orgasmo masculino. Se os machos não chegam ao orgasmo, então a reprodução não ocorre. O tecido responsável pelo orgasmo masculino aparece cedo no desenvolvimento humano, muito antes de ocorrer o dimorfismo sexual, e esse tecido é encontrado nos órgãos sexuais tanto dos machos quanto das fêmeas. Esse exemplo contém hipóteses concorrentes que se comprometem com limitações e com a seleção natural. A explicação restritiva de Symons recorre a características do desenvolvimento e da seleção indireta de um caractere, ao passo que a hipótese adaptativa não incorpora a restrição desenvolvimental, mas antes postula um papel direto para a seleção.

Há espaço para reconciliação. Como apontam os adaptacionistas, qualquer hipótese evolutiva tem de pressupor algumas restrições, de modo que a acusação de que os modelos de otimalidade não incluem restrições é incorreta. Mas também os pluralistas estão certos ao argumentar que em alguns casos as restrições podem desempenhar um papel importante na evolução de um caractere e que a explicação evolutiva correta pode nem mesmo incluir a seleção natural desse caractere.

As restrições são frequentemente entendidas como desvios ou limitações a trajetórias evolutivas potenciais. Como identificar trajetórias potenciais? Isso dependerá de como a biologia fornece informação contrafactual. Não podemos apelar apenas para a história evolucionária efetiva, uma vez que nem todas as trajetórias potenciais ocorreram. A pesquisa da evo-devo sobre novidade fornece uma das melhores estratégias para se explorar trajetórias evolutivas potenciais (WAGNER, 2000, 2001a, 2001b; MULLER; WAGNER, 2003; CALCOTT, 2009). Na medida em que os mecanismos causais subjacentes ao desenvolvimento forem melhor entendidos, obteremos uma melhor compreensão das restrições e de como elas explicam resultados evolutivos.

6 Observações finais

Por que deveriam os biólogos e os filósofos se preocupar com o debate sobre o adaptacionismo? Esse debate tem sido e continuará a ser importante para os biólogos porque ajuda a clarificar como melhor praticar a biologia evolutiva. Não obstante isso, apenas uma minoria de biólogos atualmente em atividade contribui

para o debate sobre o adaptacionismo, e grande parte o ignora ou o deprecia. Por diversas razões, muitos dos diversos pontos importantes surgidos do debate, como por exemplo, como estruturar testes empíricos de hipóteses adaptativas e modelos de otimalidade, passam despercebidos. Por exemplo, as defesas da otimalidade local continuam carecendo da especificação de pelo menos uma hipótese alternativa à hipótese adaptativa. Essa carência inevitavelmente deixa ambíguo o status da hipótese adaptativa. Além do mais, os padrões para a rejeição da (única) hipótese continuam sendo raramente delineados, se é que o são.

O debate sobre o adaptacionismo continuará a ser importante aos filósofos da biologia pois se ganha muito com uma compreensão mais informada do uso de hipóteses sobre a seleção natural feita pelos biólogos. Nas décadas de 1970 e 1980 houve uma tendência geral à má compreensão dos compromissos conceituais dos usuários dos modelos de otimalidade. Mais recentemente houve uma crescente compreensão da variedade de compromissos conceituais assumidos pelos usuários de tais modelos, especialmente que o uso e o desenvolvimento de um modelo de otimalidade não precisam limitar o usuário a uma aceitação cega da tese de que a seleção natural é onipotente.

Referência bibliográfica

- ACKERMANN, R. R., & J. M. CHEVERUD, 2004. "Detecting genetic drift versus selection in human evolution," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 17946–17951.
- ALBERY, W.J., & J. R. KNOWLES, 1976. "Evolution of enzyme function and the development of catalytic efficiency," *Biochemistry*, 15: 5631–5640.
- AMUNDSON, R., 1988. "Logical adaptationism," *Behavioral and Brain Sciences*, 11: 505–506.
- AMUNDSON, R., 1990. "Doctor Dennett and Doctor Pangloss: perfection and selection in psychology and Biology," *Behavioral and Brain Sciences*, 13: 577–584.
- AMUNDSON, R., 1994. "Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from developmental biology," *Philosophy of Science*, 61: 556–578.
- ANDREWS, Paul W., STEVEN W. GANGESTAD, & Dan MATTHEWS, 2002, "Adaptationism — how to carry out an exaptationist program", *Behavioral and Brain Sciences*, 25(4): 489–553. doi:10.1017/S0140525X02000092

- [Andrews, Gangestad, and Matthews 2002 disponível online]
- BEATTY, J., & E. C. DESJARDINS, 2009. "Natural selection and history," *Biology and Philosophy*, 24: 231–246.
- BRANDON, R., & M. D. RAUSHER, 1996. "Testing adaptationism: A comment on Orzack and Sober," *The American Naturalist*, 148: 189–201.
- BROCKMANN, H. J., & R. DAWKINS, 1979. "Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life," *Behaviour*, 71: 203–45.
- BROCKMANN, H. J., A. GRAFEN, & R. DAWKINS, 1979. "Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp," *Journal of Theoretical Biology*, 77: 473–96.
- CAIN, A. J., 1989. "The perfection of animals," *Biological Journal of the Linnean Society*, 36: 3–29.
- CAIN, A.J., & P.M. SHEPPARD, 1954. "Natural selection in *Cepaea*," *Genetics*, 39: 89–116.
- CALCOTT, B., 2009. "Lineage explanations: explaining how biological mechanisms change," *British Journal for the Philosophy of Science*, 60: 51–78.
- CARROLL, S. B., 2005. *Endless forms most beautiful: the new science of evo devo and the making of the animal kingdom*, New York: Norton.
- CHARNOV, E., 1982. *The theory of sex allocation*, Princeton: Princeton University Press.
- CRESPI, B.J., 2000. "The evolution of maladaptation," *Heredity*, 84: 623–629.
- CRICK, F. H. C., 1968. "The origin of the genetic code," *Journal of Molecular Biology*, 38: 367–379.
- DAWKINS, R., 1976. *The selfish gene*, New York: Oxford University Press.
- DENNETT, D. C., 1995. *Darwin's dangerous idea*, New York: Simon & Schuster.
- DIETRICH, M. R., 1994. "The origins of the neutral theory of molecular evolution," *Journal of the History of Biology*, 27: 21–59.
- DOWE, P., 2008. "Causal processes," *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Edward N. Zalta(ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/fall2008/entries/causation-process/>>.
- DUPRÉ, J. (ed.), 1987. *The latest on the best*, Cambridge: MIT Press.
- EARMAN, J., 1992. *Bayes or bust? A critical examination of Bayesian confirmation theory*, Cambridge: MIT Press.
- ESHEL, I., & M. FELDMAN, 2001. "Optimality and evolutionary stability under short-term and long-term selection," in *Adaptationism and Optimality*, S. H. Orzack, and E. Sober (eds.), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 161–190.
- FISHER, R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*, Oxford: Oxford University Press.

- FELSENSTEIN, J., 1985. "Phylogenies and the comparative method," *The American Naturalist*, 125: 1–15.
- FELSENSTEIN, J., 2004. *Inferring phylogenies*, Sunderland: Sinauer Associates.
- FORBER, P., 2009. "Spandrels and a pervasive problem of evidence," *Biology and Philosophy*, 24: 247–266.
- FORBER, P., 2010. "Confirmation and explaining how possible," *Studies in the History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 41: 32–40.
- FRANK, S. A., 1985. "Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps," *Evolution*, 39: 949–964.
- GAUCH, H., 2003. *Scientific method in practice*, New York: Cambridge University Press.
- GENOME 10K COMMUNITY OF SCIENTISTS, 2009. "Genome 10K: a proposal to obtain whole-genome sequence for 10000 vertebrate species," *Journal of Heredity*, 100: 659–674.
- GODFREY-SMITH, P., 2001. "Three kinds of adaptationism," in *Adaptationism and Optimality*, S. H. Orzack, and E. Sober (eds.) New York: Cambridge University Press, pp. 335–357.
- GOODWIN, B., 2001. *How the leopard changed its spots: the evolution of complexity*, Princeton: Princeton University Press.
- GOULD, S. J., 2002. *The structure of evolutionary theory*, Cambridge: Harvard University Press.
- GOULD, S. J., & R. C. Lewontin, 1979. "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme," *Proceedings of the Royal Society London, Series B*, 205: 581–598.
- GRAFEN, A., 1989. "The phylogenetic regression," *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 326: 119–157.
- GRAFEN, A., 2003. "Fisher the evolutionary biologist," *The Statistician*, 52: 319–329.
- GRAUR, D., & W.-H. LI, 2000. *Fundamentals of molecular evolution*, Sunderland: Sinauer Associates.
- GRIFFITHS, P. E., 2009. "In What sense does 'Nothing make sense except in the light of evolution'?", *Acta Biotheoretica*, 57: 11–32.
- HAMILTON, W.D., 1967. "Extraordinary sex ratios," *Science*, 156: 477–488.
- HAMMERSTEIN, P., 1996. "Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution," *Journal of Mathematical Biology*, 34:511–32.
- HANSEN, T.F., J. Pienaar, & S.H. Orzack, 2008. "A comparative method for studying adaptation to a randomly evolving environment," *Evolution*, 62: 1965–1977.

- HARDY, I.C.W., 2002. *Sex ratios – concepts and research methods*, New York: Cambridge University Press.
- HARVEY, P. H., & M. D. Pagel., 1991. *The comparative method in evolutionary biology*, New York: Oxford University Press.
- HITCHCOCK, C., 2008. "Probabilistic causation," The Stanford Encyclopedia of Philosophy, Edward N. Zalta(ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/fall2008/entries/causation-probabilistic/>>.
- HULL, D., 1988. *Science as a process*, Chicago: University of Chicago Press.
- HUTTEGGER, S. M., 2010. "Generic properties of evolutionary games and adaptationism," *The Journal of Philosophy*, 107: 80–102.
- JABLONSKI, D., 2008. "Species selection: theory and data," *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 501–24.
- KIMURA, M., 1968. "Evolutionary rate at the molecular level," *Nature*, 217: 624–626.
- KIMURA, M., 1983. *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- KIRSCHNER, M., & J. Gerhart, 2005. *The plausibility of life: Resolving Darwin's dilemma*, New Haven: Yale University Press.
- KITCHER, P., 1993. *The advancement of science*, New York: Oxford University Press.
- KREITMAN, M., & H. AKASHI, 1995. "Molecular evidence for natural selection," *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 403–422.
- LAMOTTE, M., 1959. "Polymorphisms of natural populations of *Cepaea nemoralis*," *Cold Spring Harbor Symposia On Quantitative Biology*, 24: 65–86.
- LEROI, A. M., M. R. ROSE, & G. V. LAUDER, 1994. "What does the comparative method reveal about adaptation?," *The American Naturalist*, 143: 381–402.
- LLOYD, E. A., 1988. *The structure and confirmation of evolutionary theory*, New York: Greenwood Press.
- LYNCH, M., 2007a. "The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity," *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 8597–8604.
- LYNCH, M., 2007b. *The origins of genome architecture*, Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- MADDISON, W. P., 1990. "A method for testing the correlated evolution of two binary characters: are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree?," *Evolution*, 44: 539–557.
- MAYNARD SMITH, J., 1978. "Optimization theory in evolution," *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 31–56.

- MAYNARD SMITH, J., 1982. *Evolution and the theory of games*, New York: Cambridge University Press.
- MAYNARD SMITH, J., R. M. BURIAN, S. KAUFFMAN, P. ALBERCH, J. CAMPBELL, B. GOODWIN, R. LANDE *et al.*, 1985. "Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution," *The Quarterly Review of Biology*, 60: 265–287.
- MAYR, E., 1963. *Animal species and evolution*, Cambridge: Harvard University Press.
- MAYR, E., 1982. *The growth of biological thought*, Cambridge: Harvard University Press.
- MAYR, E., 1983. "How to carry out the adaptationist program?," *The American Naturalist*, 121: 324–334.
- MILLSTEIN, R., 2007a. "Distinguishing drift and selection empirically: "The Great Snail Debate" of the 1950s," *Journal of the History of Biology*, 41: 339–367.
- MILLSTEIN, R., 2007b. "Hsp90-induced evolution: adaptationist, neutralist, and developmentalist scenarios," *Biological Theory*, 2: 376–386.
- MORAN, P. A. P., 1964. "On the nonexistence of adaptive topographies," *Annals of Human Genetics*, 27: 283–293.
- MÜLLER, G. B., & S. A. NEWMAN, 2003. *Origination of organismal form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, Cambridge: MIT Press.
- MÜLLER, G. B., & G. P. WAGNER, 2003. "Innovation," in *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, B. K. Hall, and W. M. Olson (eds.), Cambridge: Harvard University Press, pp. 218–227.
- NIELSEN, R., 2005. "Molecular signatures of natural selection," *Annual Review of Genetics*, 39: 197–218.
- ORZACK, S. H., 2008. "Testing adaptive hypotheses, optimality models, and adaptationism," in *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, M. Ruse (ed.), New York: Oxford University Press, pp. 87–112.
- ORZACK, S. H., & W.G.S. HINES, 2005. "The evolution of strategy variation: will an ESS evolve?," *Evolution*, 59: 1183–1193.
- ORZACK, S. H., & E. SOBER, 1994a. "Optimality models and the test of adaptationism," *The American Naturalist*, 143: 361–380.
- ORZACK, S. H., & E. SOBER, 1994b. "How (not) to test an optimality model," *Trends In Ecology And Evolution*, 9: 265–267.
- ORZACK, S. H., & E. SOBER, 1996. "How to formulate and test adaptationism," *The American Naturalist*, 148: 202–210.
- ORZACK, S. H., & E. SOBER, 2001. *Adaptationism and optimality* New York: Cambridge University Press.

- ORZACK, S. H., 1990. "The comparative biology of second sex ratio evolution within a natural population of a parasitic wasp, *Nasonia vitripennis*," *Genetics*, 124: 385–96.
- ORZACK, S. H., E. D. PARKER, Jr., & J. GLADSTONE, 1991. "The comparative biology of genetic variation for conditional sex ratio adjustment in a parasitic wasp, *Nasonia vitripennis*," *Genetics*, 127: 583–99.
- OSTER, G. F., & E. O. WILSON, 1978. *Caste and ecology in the social insects* Princeton: Princeton University Press.
- PARKER, G. A., & J. MAYNARD SMITH, 1990. "Optimality theory in evolutionary biology," *Nature*, 348: 27–33.
- PIGLIUCCI, M., & J. KAPLAN, 2000. "The fall and rise of Dr. Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later," *Trends In Ecology and Evolution*, 15: 66–70.
- PIGLIUCCI, M., & J. KAPLAN, 2006. *Making sense of evolution: the conceptual foundations of evolutionary biology*, Chicago: University of Chicago Press.
- POTOCHNIK, A., 2009. "Optimality modeling in a suboptimal world," *Biology and Philosophy*, 24: 183–197.
- QUELLER, D., 1995. "The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme," *The Quarterly Review of Biology*, 70: 485–489.
- REEVE, H. K., & P. W. SHERMAN, 1993. "Adaptation and the goals of evolutionary research," *The Quarterly Review of Biology*, 68: 1–32.
- ROSE, M. R., & G. V. LAUDER, 1996. *Adaptation*, San Diego: Academic Press.
- ROUGHGARDEN, J., 1998. *Primer of ecological theory*, Upper Saddle River: Prentice Hall.
- RUSE, M., 2003. *Darwin and design*, Cambridge: Harvard University Press.
- SANSOM, R., 2003. "Constraining the adaptationism debate," *Biology and Philosophy*, 18: 493–512.
- SCHWARTZ, J., 2002. "Population genetics and sociobiology," *Perspectives in Biology and Medicine*, 45: 224–240.
- SEGER, J., & J. STUBBLEFIELD, 1996. "Optimization and adaptation," in *Adaptation*, M. R. Rose, and G. V. Lauder (eds.), San Diego: Academic Press, pp. 93–124.
- SOBER, E., 1996. "Evolution and optimality: feathers, bowling balls, and the thesis of adaptationism," *Philosophic Exchange*, 26: 41–55.
- SOBER, E., 2008. *Evidence and evolution: the logic behind the science*, New York: Cambridge University Press.

- SOBER, E., & S. H. ORZACK, 2003. "Common ancestry and natural selection," *British Journal for the Philosophy of Science*, 54: 423–437.
- STANFORD, P. K., 2006. *Exceeding our grasp: science, history, and the problem of unconceived alternatives*, New York: Oxford University Press.
- STEPHENS, D.W., J. S. BROWN, & R. C. YDENBERG, 2007. *Foraging – Behavior and Ecology*, Chicago: University of Chicago Press.
- STERELNY, K., 1996. "Explanatory pluralism in evolutionary biology," *Biology and Philosophy*, 11: 193–214.
- STERELNY, K., 2008. "Macroevolution, minimalism, and the radiation of animals," in *Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, D. Hull, and M. Ruse (eds.), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 182–210.
- STERELNY, K., & P. E. GRIFFITHS, 1999. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*, Chicago: University of Chicago Press.
- STUBBLEFIELD, J. W., & J. SEGER, 1990. "Local mate competition with variable fecundity: dependence of offspring sex ratios on information utilization and mode of male production," *Behavioral Ecology*, 1: 68–80.
- SYMONS, D., 1979. *The evolution of human sexuality*, New York: Oxford University Press.
- TURNER, D., 2005. "Local underdetermination in historical science," *Philosophy of Science*, 72: 209–230.
- VAN VALEN, L., 2009. "How ubiquitous is adaptation? A critique of the epiphenomenist program," *Biology and Philosophy*, 24: 267–280.
- VELLA, D., 2008. "Floating objects with finite resistance to bending," *Langmuir*, 24: 8701–8706.
- WAGNER, G. P., 2000. "What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?," *Journal of Experimental Zoology*, 288: 95–98.
- WAGNER, G. P., 2001a. "What is the promise of developmental evolution? Part II: A causal explanation of evolutionary innovations may be impossible," *Journal of Experimental Zoology*, 291: 305–309.
- WAGNER, G. P., 2001b. *The character concept in evolutionary biology*, San Diego: Academic Press.
- WAGNER, G. P., C. CHIU, & M. LAUBICHLER, 2000. "Developmental evolution as a mechanistic science: the inference from developmental mechanisms to evolutionary processes," *American Zoologist*, 40: 819–831.
- WAGNER, G. P. & L. ALTENBERG, 1996. "Complex adaptations and the evolution of evolvability," *Evolution*, 50: 967–976.

- WEST-EBERHARD, M. J., 2003. *Developmental plasticity and evolution*, New York: Oxford University Press.
- WESTNEAT, D. F., & C. W. FOX, 2010. *Evolutionary behavioral ecology*, New York: Oxford University Press.
- WILKINS, J. F., & P. Godfrey-Smith, 2009. "Adaptationism and the adaptive landscape," *Biology and Philosophy*, 24: 199–214.
- WINTHER, R., 2001. "Varieties of modules: kinds, levels, origins, and behaviors," *Journal of Experimental Zoology*, 291: 116–129.
- WOODWARD, J., 2003. *Making things happen: a theory of causal explanation*, New York: Oxford University Press.
- WRIGHT, S., 1931. "Evolution in Mendelian populations," *Genetics*, 16: 97–159.
- WRIGHT, S., 1977. *Evolution and the genetics of populations, Volume 3: experimental results and evolutionary deductions*, Chicago: University of Chicago.
- YANG, Z., 2006. *Computational molecular evolution*, New York: Oxford University Press.

Altruísmo biológico*

Autoria: Samir Okasha

Tradução: L. H. Marques Segundo

Revisão: Perciliany M. Souza

Na biologia evolutiva diz-se que um organismo se comporta altruisticamente quando seu comportamento beneficia outros organismos ao custo de si próprio. Os custos e benefícios são mensurados em termos da **aptidão reprodutiva**, ou seja, o número esperado de descendentes. Assim, ao se comportar de maneira altruísta, um organismo reduz o número de descendentes que provavelmente produziria, embora aumente o número de organismos que os outros organismos irão provavelmente produzir. Essa noção biológica de altruísmo não é idêntica ao conceito pedestre de altruísmo. No jargão cotidiano, uma ação só seria chamada de “altruísta” caso fosse feita com a intenção consciente de ajudar outrem. Mas no sentido biológico não há tal exigência. Na verdade, alguns dos exemplos mais interessantes de altruísmo

* OKASHA, S. Biological Altruism. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Summer Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2020. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/sum2020/entries/altruism-biological/>. Acesso em: 12 mar. 2022.

The following is the translation of the entry on Biological Altruism by Samir Okasha, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/sum2020/entries/altruism-biological/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/altruism-biological/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

biológico são encontrados entre criaturas (presumivelmente) incapazes de pensamento consciente de todo em todo, isto é, insetos. Para o biólogo, são as consequências de uma ação para a aptidão reprodutiva que determinam se uma ação contará como altruísta, não a intenção, caso haja, com a qual a ação é executada.

O comportamento altruísta é comum por todo o reino animal, particularmente em espécies com estruturas sociais complexas. Por exemplo, os morcegos hematófagos regularmente regurgitam sangue e o doam a outros membros de seu grupo que não conseguiram se alimentar à noite, assegurando assim que não morram de fome. Em várias espécies de pássaros, um par reprodutor recebe ajuda de outros pássaros “ajudantes” na criação de seus filhotes, que protegem o ninho de predadores e ajudam a alimentar os filhotes. Os macacos-vervet [*Chlorocebus pygerythrus*] produzem chamados de alarme para avisar aos outros macacos do bando a presença de predadores, mesmo que ao fazê-lo atraiam atenção para si, aumentando a chance pessoal de serem atacados. Nas colônias de insetos sociais (formigas, vespas e cupins), operários estéreis devotam toda sua vida para cuidar da rainha, construindo e protegendo o ninho, forrageando e vigiando as larvas. Tal comportamento é maximamente altruísta: os operários estéreis obviamente não deixam descendência – de modo que têm uma aptidão pessoal zero – embora suas ações ajudem sobremaneira os esforços reprodutivos da rainha.

De um ponto de vista darwinista, a existência do altruísmo na natureza é à primeira vista intrigante, como o próprio Darwin percebeu. A seleção natural nos leva a esperar que os animais se comportem de modo a aumentar as **próprias** chances de sobrevivência e reprodução, não a dos outros. Mas ao se comportar de maneira altruísta um animal reduz a sua própria aptidão, o que seria uma desvantagem seletiva frente àqueles que se comportam de maneira egoísta. Para ver que é assim, imagine que um grupo de macacos-vervet emite um chamado de alarme ao verem predadores, ao passo que outro grupo não. Tudo o mais sendo o mesmo, esse último terá uma vantagem. Ao se recusar egoisticamente a emitir o alarme, um macaco pode reduzir a chance de ser atacado, embora ao mesmo tempo se beneficie do chamado de alarme dos outros. Deveríamos, desse modo, esperar que a seleção natural favorecesse aqueles macacos que não dão o alarme em detrimento daqueles que dão. Mas isso imediatamente levanta um *puzzle*. Como é que afinal o comportamento de chamados de alarme evoluiu ao invés de ser eliminado pela seleção natural? Como pode a existência do altruísmo ser reconciliada com os princípios darwinistas básicos?

1 Altruísmo e níveis de seleção

O problema do altruísmo está intimamente conectado a questões acerca do nível em que a seleção atua. Se a seleção age exclusivamente no nível individual, favorecendo alguns organismos individuais sobre outros, então parece que o altruísmo não pode evoluir, pois comportar-se altruisticamente é desvantajoso para o organismo individual por definição. No entanto, é possível que o altruísmo seja vantajoso no nível do **grupo**. Um grupo contendo vários altruístas, cada qual pronto a subordinar seus próprios interesses egoístas para o bem do grupo, pode muito bem ter uma vantagem em sobrevivência em relação a um grupo composto em sua maioria ou exclusivamente por organismos egoístas. Um processo de seleção entre grupos pode assim permitir que o comportamento altruísta evolua. **Dentro** de cada grupo os altruístas estarão em desvantagem seletiva em relação a seus colegas egoístas, mas a aptidão do grupo como um todo aumentará por conta da presença dos altruístas. Grupos compostos apenas ou em sua maioria por organismos egoístas são extintos, deixando o caminho para grupos que contenha altruístas. No exemplo dos macacos-vervet, um grupo contendo uma alta proporção de macacos que dão o alarme terá uma vantagem de sobrevivência sobre um grupo contendo uma proporção menor. Concebido desse modo, o comportamento de chamados de alarme pode evoluir através da seleção entre grupos, muito embora dentro de cada grupo a seleção favoreça os macacos que não emitam os chamados de alarme.

A ideia de que a seleção de grupo poderia explicar a evolução do altruísmo foi pela primeira vez abordada pelo próprio Darwin. Em *The Descent of Man* [*A Descendência do Homem*] (1871) Darwin discutiu a origem do comportamento altruísta e do autossacrifício entre humanos. Tal comportamento é obviamente desvantajoso no nível individual, como percebeu Darwin: “aquele que está disposto a sacrificar a sua vida, como fazem muitos selvagens, ao invés de trair seus confrades, muito provavelmente não deixaria descendentes para que herdasse sua natureza nobre” (p. 163). Darwin então argumentou que o comportamento de autossacrifício, embora desvantajoso para o indivíduo “selvagem”, poderia ser benéfico no nível do grupo: “uma tribo com muitos membros que [...] estivessem sempre prontos a ajudar uns aos outros e a se sacrificaram pelo bem comum seria vitoriosa sobre muitas outras tribos; e isso seria seleção natural” (p. 166). A sugestão de Darwin é que o comportamento altruísta em questão pode ter evoluído por um processo de seleção entre grupos.

O conceito de seleção de grupo tem uma história flutuante e controversa na biologia evolutiva. Os fundadores do moderno neodarwinismo – R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e S. Wright – estavam cientes de que a seleção de grupo pudesse em princípio permitir que comportamentos altruístas evoluíssem, mas duvidavam da importância desse mecanismo evolutivo. Não obstante, muitos ecólogos e etólogos de meados do século XX, em particular Konrad Lorenz, supunham rotineiramente que a seleção natural produziria resultados benéficos para todo o grupo ou espécie sem perceber que a seleção no nível individual não garantiria tal coisa. Essa tradição acrítica do “pelo bem da espécie” foi abruptamente parada na década de 1960, em grande parte devido ao trabalho de G. C. Williams (1966) e J. Maynard Smith (1964). Esses autores argumentaram que a seleção de grupo era uma força evolutiva inerentemente fraca, e, por conseguinte, dificilmente promoveria comportamentos altruístas interessantes. Essa conclusão foi apoiada por diversos modelos matemáticos que, aparentemente, mostravam que a seleção de grupo teria efeitos significativos apenas para uma gama limitada de valores paramétricos. Como resultado, a noção de seleção de grupo caiu em grande descrédito nos círculos evolucionistas ortodoxos. Para detalhes da história desse debate, veja Sober e Wilson (1998), Segestråle (2000), Okasha (2006), Leigh (2010) e Sober (2011).

A maior fraqueza da seleção de grupo enquanto explicação do altruísmo, de acordo com o consenso que emergiu em 1960, foi um problema que Dawkins (1976) chamou de “subversão de dentro”; veja também Maynard Smith (1964). Ainda que o altruísmo se vantajoso no nível do grupo, dentro de qualquer grupo os altruístas correm o risco de serem explorados por “caroneiros” egoístas que se recusam a se comportar altruisticamente. Esses caroneiros terão uma óbvia vantagem de aptidão: irão se beneficiar do altruísmo alheio mas não dividirão quaisquer custos. Assim, ainda que um grupo seja exclusivamente composto de altruístas, todos se comportando perfeitamente uns com os outros, basta que um único mutante egoísta surja para por fim a esse feliz idílio. Em virtude de sua aptidão relativa dentro do grupo, o mutante egoísta se reproduzirá mais do que os altruístas, e, por conseguinte, o egoísmo irá por fim suplantar o altruísmo. De acordo com essa linha de argumentação, uma vez que o tempo de geração de organismos individuais será provavelmente mais curto que o dos grupos, a probabilidade de um mutante surgir e se espalhar é muito alta. A “subversão de dentro” é geralmente considerada como o maior empecilho às teorias de seleção de grupo quanto à evolução do altruísmo.

Se a seleção de grupo não é a explicação correta de como os comportamentos altruístas encontrados na natureza evoluíram, então qual é a correta? Nas décadas

de 1960 e 70 uma teoria rival apareceu: a seleção de parentesco ou teoria da “aptidão inclusiva”, originalmente creditada a Hamilton (1964). Essa teoria, discutida em detalhes mais abaixo, mostrou aparentemente como o comportamento altruísta poderia evoluir *sem* a necessidade da seleção de grupos, e rapidamente granjeou proeminência entre os biólogos interessados na evolução do comportamento social; o sucesso empírico de teoria de seleção de parentesco contribuiu para a morte do conceito de seleção de grupo. No entanto, a relação precisa entre seleção de parentesco e grupo é uma fonte de controvérsia permanente. Veja na *Nature*, por exemplo, a discussão recente entre Nowak, Tarnita e Wilson (2010) e Abbot *et al.* (2011). Desde 1990 os proponentes da “teoria da seleção multinível” tem ressuscitado uma forma de seleção de grupos – às vezes chamada de “nova” seleção de grupos – e mostrado que ela pode permitir a evolução do altruísmo (*vide* SOBER; WILSON, 1998). Mas a “nova” seleção de grupos acaba por ser matematicamente equivalente à seleção de parentesco em quase todos (se não todos) os casos, como vários autores têm enfatizado (GRAFEN, 1984; FRANK, 1998; WEST *et al.*, 2007; LEHMANN *et al.*, 2007; MARSHALL, 2011); esse ponto já foi tratado por Hamilton (1975). Uma vez que a relação entre a “velha” e a “nova” seleção de grupo é em si assunto de controvérsia, isso explica por que o desacordo acerca da relação entre a seleção de parentesco e de grupo persiste.

2 Seleção de parentesco e aptidão inclusiva

A ideia básica da seleção de parentesco é simples. Imagine um gene que cause em seu portador um comportamento altruísta em prol de outros organismos, por exemplo, compartilhar comida com eles. Os organismos sem esse gene são egoístas – ficam com toda a comida para si mesmos e às vezes pegam donativos dos altruístas. Os altruístas, é claro, estarão em desvantagem em aptidão, de modo que deveríamos esperar que o gene altruísta fosse eliminado da população. Suponha, porém, que os altruístas escolham aqueles com quem compartilharão comida. Não compartilharão com qualquer um, mas apenas com seus parentes. Isso muda as coisas. Pois os parentes são geneticamente similares – eles compartilham genes uns com os outros. Assim, quando um organismo que carrega o gene altruísta compartilha sua comida, há certa probabilidade de aqueles que recebem a comida também carreguem cópias desse gene (o quão provável dependerá de quão próximo é o parentesco entre eles). Isso significa que o gene altruísta pode, em princípio,

espalhar-se por seleção natural. O gene causa um comportamento tal no organismo que reduz a sua própria aptidão embora fortaleça a aptidão de seus parentes – que terão uma chance maior do que a média de carregar o gene. Assim, o efeito geral desse comportamento pode aumentar o número de cópias do gene altruísta a ser encontrado na próxima geração e, por conseguinte, a incidência do comportamento altruísta.

Embora esse argumento tenha sido sugerido por Haldane na década de 1930 e, em menor proporção, por Darwin em sua discussão sobre castas de insetos estéreis em *A Origem das Espécies*, a sua apresentação explícita foi feita por William Hamilton (1964) num par de artigos seminais. Hamilton demonstrou rigorosamente que um gene altruísta será favorecido pela seleção natural quando certa condição, conhecida como *regra de Hamilton*, for satisfeita. Em sua mais simples versão a regra diz que $b > cr$, tal que c é o custo incorrido pelo altruísta (o doador), b é o benefício recebido pelos recipientes do altruísmo e r é o **coeficiente de parentesco** entre doador e recipiente. Os custos e os benefícios são medidos em termos de aptidão reprodutiva. O coeficiente de parentesco depende da relação genealógica entre o doador e o recipiente – é definido como a probabilidade de o doador e o recipiente compartilharem genes num dado locus que sejam “idênticos por descendência”. (Dois genes são idênticos por descendência se são cópia de um único gene em um ancestral compartilhado). Em uma espécie diploide que se reproduz sexuadamente, o valor de r para irmãos completos⁶⁹ é de $\frac{1}{2}$, para os pais e a prole $\frac{1}{2}$, para avós e netos $\frac{1}{4}$, para primos de primeiro grau $\frac{1}{8}$, e assim por diante. Quanto maior o valor de r , maior a probabilidade de o recipiente do comportamento altruísta também ter o gene para o altruísmo. Assim, o que a regra de Hamilton nos diz é que um gene para o altruísmo pode se espalhar por seleção natural na medida em que o custo incorrido pelo altruísta é compensado por uma quantidade suficiente de benefício causado aos parentes suficientemente próximos. A prova da regra de Hamilton depende de certas suposições não-triviais; para detalhes veja Frank (1998), Grafen (1985, 2006), Queller (1992a, 1992b), Boyd e McIlreath (2006) e Birch (no prelo).

Embora o próprio Hamilton não usasse o termo, a sua ideia rapidamente ficou conhecida como “seleção de parentesco” por razões óbvias. A seleção de parentesco prevê que os animais têm maior probabilidade de se comportar

⁶⁹ N.T.: Irmãos completos [full siblings] compartilham o mesmo pai e mãe biológicos.

altruisticamente com seus parentes do que com membros não aparentados de sua espécie. Além disso, prevê que o **grau** de altruísmo será maior quanto mais próximo o parentesco. Desde a publicação da teoria de Hamilton essas previsões têm sido amplamente confirmadas por trabalho empírico. Por exemplo, descobriu-se que em várias espécies de pássaros, os pássaros “ajudantes” têm maior probabilidade de ajudar a criar os filhotes de seus parentes do que de casais não aparentados. Similarmente, estudos com macacos japoneses têm demonstrado que ações altruístas, como defender os outros de ataques, tendem a se direcionar preferencialmente a parentes próximos. Em muitas espécies de insetos sociais, uma peculiaridade do sistema genético, conhecido como *haplodiploidia*, indica que as fêmeas em média compartilham mais genes com suas irmãs do que com sua prole. A teoria da seleção de parentesco fornece, portanto, uma boa explicação de como a esterilidade em insetos sociais pode ter evoluído por meios darwinianos. Note, porém, que importância precisa da *haplodiploidia* para a evolução da esterilidade dos operários é uma questão controversa. Confira Maynard Smith e Szathmary (1995, cap. 16) e Gardener, Alpedrinha e West (2012).

A seleção de parentesco é frequentemente apresentada com um triunfo da “perspectiva da evolução centrada no gene”, que vê a evolução orgânica como o resultado da competição entre genes pelo aumento na representação no reservatório gênico, e os organismos individuais como meros “veículos” construídos pelos genes para auxiliá-los em sua propagação (DAWKINS, 1976, 1982). A perspectiva centrada no gene é certamente a maneira mais fácil de entender a seleção de parentesco, e foi empregada pelo próprio Hamilton em seus artigos de 1964. O altruísmo parece anômalo do ponto de vista do organismo individual, mas do ponto de vista dos genes faz pleno sentido. Um gene quer maximizar o número de cópias de si mesmo a serem encontrados na próxima geração; uma maneira de fazê-lo é causar em seu hospedeiro o comportamento altruísta em prol de outros portadores do gene na medida em que os custos e benefícios satisfazem a desigualdade de Hamilton. Mas, de modo interessante, Hamilton mostrou que a seleção de parentesco pode também ser entendida do ponto de vista do organismo. Embora um comportamento altruísta que se espalha por seleção de parentesco reduza a aptidão pessoal (por definição), ele aumenta aquilo que Hamilton chamou de aptidão **inclusiva** do organismo. A aptidão inclusiva de um organismo é definida como a sua aptidão pessoal mais a soma de seus efeitos ponderados sobre a aptidão de cada outro organismo na população, sendo o peso determinado pelo coeficiente de parentesco r . Dada essa definição, a seleção natural agirá para maximizar a aptidão inclusiva

dos indivíduos na população (GRAFEN, 2006). Em vez de pensar em termos de genes egoístas tentando maximizar sua representação futura no reservatório gênio, podemos pensar em termos dos organismos tentando maximizar sua aptidão inclusiva. Muitas pessoas acham a abordagem à seleção de parentesco centrada no gene heurísticamente mais simples do que a abordagem da aptidão inclusiva, embora elas sejam na verdade matematicamente equivalentes (MICHOD, 1982; FRANK, 1998; BOYD; MCILREATH, 2006; GRAFEN, 2006).

Contrário ao que às vezes se pensa, a seleção de parentesco não requer que os animais tenham de ter a capacidade de distinguir parentes de não parentes, muito menos de calcular os coeficientes de parentesco. Muitos animais podem de fato reconhecer seus parentes, geralmente pelo cheiro, mas a seleção de parentesco pode operar na falta de tal capacidade. A desigualdade de Hamilton pode ser satisfeita tão logo que um animal se comporte altruisticamente em prol de outros animais que sejam **de fato** seus parentes. O animal **poderia** fazer isso através da capacidade de distinguir parentes de não parentes, mas essa não é a única possibilidade. Uma alternativa é usar algum indicador próximo de parentesco. Por exemplo, se um animal se comporta altruisticamente em prol daqueles em seu entorno imediato, então os recipientes do altruísmo provavelmente serão seus parentes, dado que os parentes tendem a viver perto um dos outros. Nenhuma capacidade de reconhecer um parente é pressuposta. Os cucos exploram precisamente esse fato, pegando carona na tendência inata dos pássaros de cuidar dos filhotes em seus ninhos.

Outro mal entendido popular é que a seleção de parentesco está comprometida com o “determinismo genético”, a ideia de que os genes determinam ou controlam rigidamente o comportamento. Embora alguns sociobiólogos tenham feito algumas afirmações incautas nesse sentido, as teorias evolutivas do comportamento, incluindo a seleção de parentesco, não estão comprometidas com o determinismo genético. Na medida em que os comportamentos em questão tenham um **componente** genético, isto é, são influenciados em alguma medida por um ou mais fatores genéticos, as teorias se aplicam. Quando Hamilton (1964) fala sobre um gene que “causa” altruísmo, está na verdade falando abreviadamente de um gene que aumenta a probabilidade de seu portador se comportar altruisticamente em algum grau. Isso é muito mais fraco do que dizer que o comportamento é geneticamente “determinado”, e é inteiramente compatível com a existência de influências ambientais fortes na expressão do comportamento. A seleção de parentesco não nega o truismo de que todos os caracteres são afetados tanto pelos genes quanto pelo ambiente. Nem

nega que muitos comportamentos animais interessantes sejam transmitidos através de meios não-genéticos, tais como a imitação e a aprendizagem social (AVITAL; JABLONKA, 2000).

A importância do parentesco para a evolução do altruísmo é bem aceita hoje em dia, tanto em bases empíricas quanto em bases teóricas. O parentesco, porém, é apenas uma maneira de assegurar que altruístas e recipientes carreguem cópias do gene altruísta, que é a exigência fundamental. Se o altruísmo evoluiu, então tem de ser o caso de que os recipientes das ações altruístas tenham uma probabilidade maior do que a média de serem altruístas. O altruísmo direcionado aos parentes é uma maneira bastante óbvia de satisfazer essa condição, embora haja também outras possibilidades (HAMILTON, 1975; SOBER; WILSON, 1998; BOWLES; GINTIS, 2011; GARDNER; WEST, 2011). Por exemplo, se o gene que causa o altruísmo também fizer com que os animais favoreçam um local particular de alimentação (por qualquer razão que seja), então a correção exigida entre doador e recipiente pode ser gerada. É essa a correlação, não importa como causada, necessária para que o altruísmo evolua. O próprio Hamilton já tinha notado isso na década de 1970: ele enfatizou que os coeficientes de parentesco apresentados em seus artigos de 1964 deveriam de fato ser substituídos por um coeficiente de correlação geral que reflita a probabilidade de o altruísta e o recipiente compartilharem genes, seja por conta do parentesco ou não (HAMILTON, 1970, 1972, 1975). Esse ponto é teoricamente importante, embora quase nunca seja reconhecido; na prática, porém, o parentesco continua a fonte mais importante de associações estatísticas entre altruístas e recipientes (MAYNARD SMITH, 1998; OKASHA, 2002; WEST *et al.*, 2007).

2.1 Uma ilustração simples: o dilema do prisioneiro

O fato de a correlação entre o doador e o recipiente ser a chave para a evolução do altruísmo pode ser ilustrado através de um dilema do prisioneiro de rodada única [*one shot Prisoner's dilemma game*]. Considere uma grande população de organismos que interagem socialmente em pares; a interação afeta suas aptidões biológicas. Os organismos são de dois tipos: egoístas (E) e altruístas (A). Esses últimos empenham-se em comportamento pró-social beneficiando seus parceiros ao custo de si mesmos; os primeiros não. Assim, em um par misto (E, A), o organismo egoísta se sai melhor – beneficia-se do altruísmo do seu parceiro sem incorrer em qualquer custo. No entanto, pares (A, A) se saem melhor do que pares (S, S) – pois

o primeiro funciona como uma unidade cooperativa, ao passo que o último não. A interação tem assim a forma de um dilema do prisioneiro de rodada única, familiar na teoria dos jogos. Na matriz abaixo são exibidos valores ilustrativos de *payoff* para cada “jogador”, ou seja, cada parceiro na interação, medidos em unidades de aptidão biológica:

		Jogador 2	
		Altruísta	Egoísta
Jogador 1	Altruísta	11, 11	0, 20
	Egoísta	20, 0	5, 5

Payoffs para (Jogador 1, Jogador 2) em unidades de aptidão reprodutiva

A questão que nos interessa é a seguinte: qual tipo será favorecido pela seleção? A fim de tornar a análise tratável, façamos duas suposições simplificadoras: que a reprodução é assexuada e que o tipo é perfeitamente herdado, isto é, os organismos egoístas (altruístas) dão origem a organismos egoístas (altruístas). Feitas essas suposições, a dinâmica evolutiva pode ser determinada muito facilmente, examinando-se simplesmente se o tipo E ou o A tem maior aptidão em toda a população. A aptidão do tipo E, $W(E)$, é a média ponderada do *payoff* a um E quando em par com um E e o *payoff* a um E quando em par com um A, tal que os pesos são determinados pela probabilidade de se ter o parceiro em questão. Portanto,

$$W(E) = 5 * \text{Prob}(\text{parceiro E} \mid E) + 20 * \text{Prob}(\text{parceiro A} \mid S)$$

(As probabilidades condicionais acima devem ser lidas como a probabilidade condicional de se ter um parceiro egoísta (altruísta) dado que o outro parceiro é egoísta).

Similarmente, a aptidão do tipo A é:

$$W(A) = 0 * \text{Prob}(\text{parceiro E} \mid A) + \text{Prob}(\text{parceiro A} \mid A)$$

A partir dessas expressões para as aptidões dos dois tipos de organismos podemos deduzir imediatamente que o tipo altruísta apenas será favorecido pela seleção se houver correlação estatística entre os parceiros, isto é, se os altruístas

tiverem uma chance maior do que aleatória de se parearem com outros altruístas, e a mesma situação vale para os tipos egoístas. Pois suponha que não haja tal correlação – como no caso dos pares serem formados por amostragem aleatória na população. Assim, a probabilidade de se ter um parceiro egoísta seria a mesma para os tipos E e A, ou seja, $P(\text{parceiro E} | E) = P(\text{parceiro E} | A)$. De modo similar, $P(\text{parceiro A} | E) = P(\text{parceiro A} | A)$. Segue-se imediatamente dessas igualdades probabilísticas que $W(E)$ é maior do que $W(A)$, como pode ser visto nas expressões para $W(E)$ e $W(A)$ acima; assim, o tipo egoísta será favorecido pela seleção natural e aumentará em frequência a cada geração até que todos os altruístas sejam eliminados na população. Portanto, na ausência de correlação entre os parceiros, o egoísmo vence (SKYRMS, 1996). Isso confirma o ponto notado na seção 2 – que o altruísmo só pode evoluir se houver uma tendência estatística de os beneficiários das ações altruísticas serem eles próprios altruístas.

Se a correlação entre os parceiros for suficientemente forte nesse modelo simples, então é possível que a condição $W(A) > W(E)$ seja satisfeita, e, por conseguinte, que o altruísmo evolua. O modo mais fácil de vermos isso é através da suposição de que a correlação seja perfeita, isto é, os tipos egoístas estão sempre pareados com outros tipos egoístas, idem para os altruístas, de modo que $P(\text{parceiro E} | E) = P(\text{parceiro A} | A) = 1$. Essa suposição implica que $W(A) = 11$ e $W(E) = 5$, de modo que o altruísmo evolui. É também possível que a condição $W(E) > W(A)$ seja satisfeita com graus intermediários de correlação, dada a escolha particular de valores de *payoff* no modelo acima.

O modelo simples também enfatiza o apontamento feito previamente, de que a correlação doador-recipientes, ao invés do parentesco genético, é a chave para a evolução do altruísmo. O que é necessário para que o altruísmo evolua, no modelo acima, é a probabilidade de se ter um par do mesmo tipo que seja suficientemente maior do que a probabilidade de se ter um par do tipo oposto; isso garante que os recipientes do altruísmo tenham uma chance não aleatória de serem colegas altruístas, isto é, de uma correlação doador-recipientes. Se essa correlação surge devido aos parceiros tenderem a ser parentes, ou devido aos altruístas serem capazes de procurar outros altruístas e escolhê-los, ou por qualquer outra razão, não faz diferença à dinâmica evolutiva, pelo menos não nesse exemplo simples.

3 Questões conceituais

O altruísmo é um tópico bem compreendido na biologia evolutiva; as ideias teóricas explicadas acima têm sido extensivamente analisadas, empiricamente confirmadas e amplamente aceitas. Não obstante, várias ambiguidades conceituais rondam o altruísmo e os conceitos correlatos; algumas são puramente semânticas, outras mais substanciais. Três dessas ambiguidades serão discutidas abaixo; para mais discussão, veja West *et al.* (2007), Sachs *et al.* (2004) ou Lehmann e Keller (2006).

3.1 Altruísmo, cooperação e mutualismo

De acordo com a definição padrão, um comportamento social é altruísta se reduz a aptidão do organismo que produziu o comportamento, mas melhora a aptidão dos outros. Foi essa a definição usada por Hamilton (1964) e por vários autores subsequentes. Há, todavia, menos consenso em como descrever comportamentos que melhoram a aptidão dos outros mas que também melhoram a aptidão do organismo que executa o comportamento. Como notam West *et al.* (2007), tais comportamentos são às vezes chamados de “cooperativos”, embora esse uso não seja universal; outros usam “cooperação” para se referir ao comportamento que melhora a aptidão dos outros independentemente do efeito para si mesmo; e há também aqueles que usam “cooperação” como sinônimo de altruísmo. Na verdade, no dilema do prisioneiro, apresentado acima, as duas estratégias são geralmente chamadas de “cooperar” e “desertar”. Para evitar essa confusão, West *et al.* (2007) sugerem o termo “benefício mútuo” para os comportamentos que beneficiam tanto o egoísta quanto o outro, ao passo que Sachs *et al.* (2004) sugerem “benefício secundário”.

Qualquer que seja o termo usado, o importante é que os comportamentos que beneficiam o egoísta e os outros possam evoluir muito mais facilmente do que comportamentos altruístas, pois não requerem um mecanismo especial tal como o parentesco. A razão é clara: os organismos que executam tais comportamentos aumentam sua aptidão individual, de modo que estão em vantagem seletiva vis-à-vis àqueles que não executam o comportamento. O fato de o comportamento ter um efeito benéfico na aptidão dos outros é um mero efeito colateral, ou um subproduto, e não é parte da explicação de por que o comportamento evoluiu. Por exemplo, Sachs *et al.* (2004) notam que uma ação como se juntar a um rebanho ou a um

bando pode ser desse tipo; o indivíduo ganha diretamente, via risco reduzido de predação, ao mesmo tempo que reduz o risco de predação dos outros indivíduos. Ao contrário de uma ação altruísta, não há incentivo pessoal em “trapacear”, ou seja, deixar de executar a ação, pois fazê-lo reduziria diretamente a aptidão pessoal.

Também indicativo da diferença entre comportamento altruísta e comportamento que beneficia o egoísta e os outros é o fato de que nesse último caso, embora não no primeiro, o beneficiário pode ser um membro de uma espécie diferente sem alterar a dinâmica evolutiva do comportamento. Na verdade, há numerosos exemplos em que atividades autointeressadas de um organismo produzem um benefício incidental a um não coespecífico; tais comportamentos são, às vezes, chamados de “mutualísticos”, embora, novamente, esse não seja o único modo pelo qual o termo seja usado (WEST *et al.*, 2007). Em contraste, no caso do altruísmo, faz uma enorme diferença se o beneficiário e o doador são coespecíficos ou não; pois se não são, a seleção de parentesco não desempenhará papel algum, e, portanto, deixa de ser claro como o comportamento altruísta pode evoluir. Não é surpresa alguma que virtualmente todos os exemplos *bona fide* de altruísmo biológico no mundo vivo envolvem doadores e recipientes coespecíficos. Casos do chamado “altruísmo recíproco” são, às vezes, considerados como exceções a essa generalização; veja, porém, a seção 4 abaixo.

3.2 Altruísmo forte e fraco

Uma ambiguidade completamente diferente diz respeito à distinção entre altruísmo forte e fraco, na terminologia de D. S. Wilson (1977, 1980, 1990). Essa distinção é sobre se a ação altruísta implica uma redução de aptidão absoluta ou relativa para o doador. Para que seja considerado fortemente altruísta, um comportamento tem de reduzir a aptidão **absoluta** (isto é, o número de descendentes) do doador. O altruísmo forte é a noção padrão de altruísmo na bibliografia, e foi adotado acima. Para que seja considerada fracamente altruísta, uma ação precisa apenas reduzir a aptidão **relativa** do doador, isto é, sua aptidão relativa à do recipiente. Assim, por exemplo, uma ação que faça com que um organismo deixe 10 descendentes, mas, em compensação, também faça com que cada um dos organismos com os quais ele interagiu deixe 20 descendentes, é fracamente altruísta e não fortemente altruísta. A ação melhora a aptidão absoluta do “doador”, mas também melhora a aptidão dos outros organismos ainda mais, reduzindo assim a aptidão relativa do doador.

Os comportamentos fracamente altruístas deveriam ser classificados como altruístas ou egoístas? Essa pergunta não é meramente semântica; pois a questão real é saber se as condições sob as quais o altruísmo fraco pode evoluir são similares de maneira relevante às condições sob as quais o altruísmo forte pode evoluir. Muitos autores argumentam que a resposta é “não” pela razão de que os comportamentos fracamente altruístas são individualmente vantajosos, de modo que podem evoluir na ausência de componentes da seleção de parentesco ou de correlação doador-recipientes, ao contrário dos comportamentos fortemente altruístas (GRAFEN, 1984; NUNNEY, 1985; WEST *et al.*, 2007). A fim de apreciar esse argumento, considere um cenário de teoria dos jogos similar ao dilema do prisioneiro de rodada única da seção 4 no qual os organismos se juntam em pares numa interação que afeta a sua aptidão. Os organismos são de dois tipos, fracamente altruístas (F) e não-altruístas (N). Os tipos-F executam uma ação que melhora sua própria aptidão em 10 unidades e a aptidão de seu parceiro em 20 unidades; os tipos-N não executam a ação. Eis a matriz de *payoff*:

		Jogador 2	
		Altruísta fraco	Não altruísta
Jogador 1	Altruísta fraco	30, 30	10, 20
	Não altruísta	20, 10	0, 0

Payoffs para (Jogador 1, Jogador 2) em unidades de aptidão reprodutiva

A matriz de *payoff* enfatiza o fato de que o altruísmo fraco é individualmente vantajoso, daí a estranheza de concebê-lo como altruísta ao invés de egoísta. Para ver que é assim, suponha por um momento que o jogo está sendo jogado por dois agentes racionais, como na teoria dos jogos clássica. A estratégia racional para cada indivíduo é claramente F, pois F domina N. Cada indivíduo obtém um *payoff* alto se adotar F ao invés N, **independentemente do que obtém o seu oponente** – 30 ao invés de 20 no caso de o oponente adotar F, 10 ao invés de 0 no caso de o oponente adotar N. Isso capta um sentido claro no qual o altruísmo fraco é individualmente vantajoso.

No contexto da teoria dos jogos evolutiva, quando o jogo está sendo jogado por pares de organismos com estratégias inatas [*hard-wired*], a contraparte do fato de que F domina N é o fato de que F pode se espalhar na população ainda que os pares sejam formados ao acaso (*vide* WILSON, 1980). Para ver que é assim, considere as expressões para as aptidões de toda a população de F e N:

$$W(F) = 30 * \text{Prob}(\text{parceiro F} \mid F) + 10 * \text{Prob}(\text{parceiro N} \mid F)$$

$$W(N) = 20 * \text{Prob}(\text{parceiro F} \mid N) + 0 * \text{Prob}(\text{parceiro N} \mid N)$$

(Como antes, $\text{Prob}(\text{parceiro F} \mid F)$ denota a probabilidade condicional de se ter um parceiro fracamente altruísta dado que o outro parceiro ele próprio fracamente altruísta, e assim por diante). A partir dessas expressões é fácil ver que $W(F) > W(N)$ ainda que não haja correlação entre os parceiros, ou seja, ainda que $P(\text{parceiro F} \mid F) = P(\text{parceiro F} \mid N)$ e $P(\text{parceiro N} \mid F) = P(\text{parceiro N} \mid N)$. O altruísmo fraco, portanto, pode evoluir na ausência da correlação doador-recipientes; como já visto, isso não ocorre com o altruísmo forte. Assim, altruísmo fraco e forte evoluem por mecanismos evolutivos diferentes; por conseguinte, não deveriam ser coclassificados.

Há, no entanto, um contra-argumento oferecido por D. S. Wilson (1977, 1980) que sustenta que o altruísmo fraco não pode evoluir apenas por seleção individual; um componente de seleção de grupo é necessário. O argumento de Wilson parte do fato de que num par misto (F, N), o não-altruísta é mais apto do que o altruísta fraco. Mais geralmente, dentro de um único grupo de qualquer tamanho que contenha altruístas fracos e não-altruístas, esses últimos serão mais aptos. Assim, o altruísmo fraco pode evoluir, argumenta Wilson, apenas num cenário multigrupo – no qual a seleção intragrupo em favor de N é neutralizada pela seleção intergrupo em favor de F. (Na perspectiva de Wilson, o jogo evolutivo descrito acima é um cenário multigrupo que envolve um número grande de grupos de tamanho dois). Portanto, o altruísmo fraco, assim como o forte, evolui porque é vantajoso ao grupo, argumenta Wilson.

A disputa entre aqueles que consideram o altruísmo fraco como individualmente vantajoso e aqueles que, como Wilson, consideram-no vantajoso ao grupo, deriva em última instância de concepções diferentes de seleção individual e de grupo. Para Wilson a seleção individual significa seleção intragrupo, de modo que para determinar qual estratégia é favorecida pela seleção individual é preciso comparar a aptidão dos tipos N e F dentro de um grupo ou par. Para outros teóricos, seleção individual significa seleção baseada nas diferenças em fenótipo individual, e não

no contexto social; assim, para determinar qual estratégia é favorecida pela seleção individual é preciso comparar a aptidão dos tipos F e N no mesmo contexto social, *i.e.*, com o mesmo parceiro. Essas duas comparações produzem respostas diferentes à pergunta sobre se o altruísmo fraco é individualmente vantajoso. Assim, o debate sobre como classificar o altruísmo fraco está intimamente conectado à questão dos níveis mais amplos de seleção; veja Nunney (1985), Okasha (2005, 2006), Fletcher e Doebeli (2006) e West *et al.* (2007) para discussão adicional.

3.3 Consequências da aptidão a curto prazo versus longo prazo

Uma outra fonte de ambiguidade na definição de altruísmo biológico diz respeito à escala de tempo na qual a aptidão é medida. É concebível que um animal pudesse se empenhar num comportamento social que beneficiasse os outros e reduzisse a sua própria aptidão (absoluta) num curto prazo, mas que no longo prazo pudesse ser vantajoso. Assim, se focarmos nos efeitos da aptidão em curto prazo, o comportamento parecerá altruísta; mas se focarmos da aptidão ao longo da vida, o comportamento parecerá egoísta – a aptidão ao longo da vida do animal seria reduzida caso ele não executasse o comportamento.

Por que um comportamento social poderia reduzir a aptidão de curto prazo do animal e ao mesmo tempo melhorar a sua aptidão de longo prazo? Isso poderia surgir em casos de “reciprocidade direcionada”, em que o beneficiário do comportamento devolve o favor em algum momento no futuro (*vide* SACHS *et al.*, 2004). Ao executar o comportamento, e com isso sofrer os custos imediatos, o animal assegura (ou aumenta a chance de) que irá receber benefícios como retorno no futuro. De maneira similar, em simbioses entre membro de espécies diferentes, um organismo pode sacrificar recursos em benefício de um simbiote com o qual tem uma relação de longo prazo, pois o bem-estar em longo prazo pode depender bastante do bem-estar do simbiote.

De um ponto de vista teórico, a resolução mais satisfatória dessa ambiguidade é o uso da aptidão de longo prazo como o parâmetro relevante (*vide* WEST *et al.*, 2007). Assim, uma ação contará como altruísta somente se reduzir a aptidão do organismo ao longo da vida. Essa estipulação faz sentido, uma vez que preserva a ideia central de que a evolução do altruísmo requer uma associação estatística entre o doador e o recipiente; isso não seria o caso se a aptidão de curto prazo fosse usada para definir altruísmo, pois os comportamentos que reduzem a aptidão

de curto prazo mas que melhoram a de longo prazo podem evoluir sem qualquer componente da seleção de parentesco ou da correção doador-recipientes. Essa estipulação tem duas desvantagens, todavia: (i) ela torna mais difícil dizer se um dado comportamento é altruísta, uma vez que a aptidão de longo prazo é notoriamente difícil de estimar; (ii) tem a consequência de que grande parte dos modelos de “altruismo recíproco” serem nomeados incorretamente.

4 Altruismo recíproco

A teoria do altruismo recíproco foi originalmente desenvolvida por Trivers (1971) como uma tentativa de explicar casos de altruísmo (aparente) entre organismos não aparentados, incluindo membros de espécies diferentes. (A seleção de parentesco claramente não auxilia na explicação de altruísmo entre não aparentados). A ideia básica de Trivers era direta: um organismo ajudará o outro caso haja uma expectativa de que o favor seja devolvido no futuro (“Se você coçar as minhas costas, coço as suas”). O custo de ajudar é compensado pela probabilidade do benefício em retorno, o que permite o comportamento de evoluir por seleção natural. Trivers chamou a esse mecanismo evolutivo “altruismo recíproco”.

Para que o altruísmo recíproco funcione não há necessidade que dois indivíduos sejam parentes, nem mesmo que sejam membros da mesma espécie. É necessário, contudo, que os indivíduos interajam um com o outro mais do que uma vez e tenham a capacidade de reconhecer outros indivíduos com quem já interagiram no passado.⁷⁰ Se os indivíduos interagirem apenas uma vez em suas vidas e nunca mais se encontrarem, obviamente não haverá possibilidade de devolver o benefício, de modo que não haverá qualquer ganho ao ajudar o outro. Porém, se os indivíduos se encontram frequentemente e são capazes de identificar e punir os “trapaceiros” que se recusaram a ajudar no passado, então o comportamento de ajude pode evoluir. Um “trapaceiro” que se recusa a ajudar sabotará em última

⁷⁰ Não obstante, se cada indivíduo interagir apenas com um ou poucos indivíduos por toda a sua vida, o altruísmo recíproco pode evoluir sem a capacidade de reconhecimento individual. Veja Axelrod e Hamilton (1983) e Maynard Smith (1982) para discussões sobre esse ponto.

instância os seus próprios interesses, pois, embora ele não incorra no custo de ajudar os outros, ele desiste dos benefícios em retorno – os outros não o ajudarão no futuro. Esse mecanismo evolutivo muito provavelmente está em funcionamento onde animais vivem em grupos relativamente pequenos, aumentando a probabilidade de múltiplos encontros.

Com West *et al.* (2007) e Bowles e Gintis (2011) notaram, se o altruísmo for definido em função da aptidão de longo prazo, a teoria de Trivers não será na verdade sobre a evolução do altruísmo; pois os comportamentos que evoluem via reciprocidade de benefícios, como descrito por Trivers, são em última instância de benefício direto aos indivíduos que os executam, de modo que não reduzem a aptidão de longo prazo. A despeito dessa consideração, o rótulo “altruísmo recíproco” está consolidado na bibliografia, e o mecanismo evolutivo que ele descreve tem alguma importância, não importa como seja chamado. Doravante, quando o altruísmo recíproco for mencionado, vale lembrar que os comportamentos em questão são altruístas apenas em curto prazo.

O conceito de altruísmo recíproco está intimamente relacionado à estratégia **olho por olho** no dilema do prisioneiro reiterado (DPR) na teoria dos jogos. NO DPR, os jogadores interagem em várias ocasiões e são capazes de ajustar seu comportamento a depender daquilo que seu oponente fez nas rodadas anteriores. Há duas estratégias possíveis, cooperar e desertar; a matriz de *payoff* (por interação) é a mesma da seção 2.1. O fato de o jogo ser reiterado, e não de rodada única, muda o curso de ação ótimo; desertar já não é mais necessariamente a melhor opção, na medida em que a probabilidade dos encontros subsequentes seja suficientemente alta. Em seu famoso torneio de computadores em que diversas estratégias foram postas umas contra as outras no DPR, Axelrod e Hamilton (1981) descobriram que a estratégia **olho por olho** produziu o maior *payoff*. De acordo com **olho por olho**, um jogador segue as duas regras básicas: (i) no primeiro encontro coopere; (ii) no encontros subsequentes, faça o que o seu oponente fez na rodada anterior. O sucesso de **olho por olho** foi amplamente considerado como confirmação da ideia de que em múltiplos encontros, a seleção natural favoreceria os comportamentos sociais que implicassem um custo de aptidão de curto prazo. O trabalho subsequente na teoria dos jogos evolutiva, em grande parte inspirado pelas ideias de Axelrod e Hamilton, tem confirmado que os jogos reiterados permitem a evolução de comportamentos sociais que não podem evoluir em situações de rodada única (*vide* NOWAK, 2006); isso está intimamente relacionado ao chamado “teorema popular” [*folk theorem*] na teoria dos jogos reiterados na economia (*vide*

BOWLES; GINTIS, 2011). Para uma discussão proveitosa do comportamento social que evolui via reciprocidade de benefícios, veja Sachs *et al.* (2004).

A despeito da atenção despendida ao altruísmo recíproco por parte dos teóricos, há relativamente poucos exemplos empíricos claros em animais não-humanos (HAMMERSTEIN, 2003; SACHS *et al.*, 2004; TABORSKY, 2013). Provavelmente devido às precondições para o altruísmo recíproco – múltiplos encontros e reconhecimento individual – não serem especialmente comuns. Um possível exemplo, não obstante, é encontrado nos morcegos vampiros (WILKINSON, 1984, 1990; CARTEER; WILKINSON, 2013). É bastante comum que um morcego vampiro não consiga se alimentar em determinada noite. Isso é potencialmente fatal, pois os morcegos morrem se ficarem sem comer por alguns dias. Em certas noites os morcegos doam sangue (regurgitando-o) àqueles membros do grupo que não conseguiram se alimentar, evitando assim que morram de fome. Dado que os morcegos vampiros vivem em pequenos grupos e associam-se uns aos outros por longos períodos de tempo, as precondições para o altruísmo recíproco são provavelmente satisfeitas. Os estudos de Wilkinson e colegas mostrou que os morcegos tendem a compartilhar comida com seus associados próximos, e é mais provável que compartilhem comida com aqueles que recentemente compartilharam com eles. Esses achados parecem estar de acordo com a teoria do altruísmo recíproco.

Trivers (1985) descreve um caso aparente de altruísmo recíproco entre organismos de espécies diferentes. Nos recifes de corais tropicais várias espécies de pequenos peixes agem como “limpadores” de peixes maiores, removendo parasitas de suas bocas e guelras. A interação é mutuamente benéfica – o peixe grande fica limpo e o limpador alimentado. Trivers nota, contudo, que o peixe grande às vezes parece se comportar altruisticamente em prol dos limpadores. Se um peixe grande é atacado por um predador enquanto tem um limpador em sua boca, ele espera que o limpador saia antes de fugir do predador ao invés de engoli-lo para fugir imediatamente. Trivers explica o comportamento do peixe maior em termos de altruísmo recíproco. Dado que o peixe grande recorre com frequência ao mesmo limpador, compensa cuidar do bem-estar do limpador, ou seja, não o engolir, ainda que isso aumente a chance de ser ferido por um predador. Assim, o peixe grande permite que o limpador escape pois há uma expectativa do retorno do benefício – ser limpo novamente no futuro. Como no caso dos morcegos vampiros, é graças ao peixe grande e o limpador interagirem mais do que uma vez que o comportamento pode evoluir.

5 Mas será o altruísmo “real”?

As teoria evolutivas descritas acima, em particular a seleção de parentesco, vão na direção de uma reconciliação da existência do altruísmo na natureza com os princípios darwinistas. Algumas pessoas, porém, têm tido a impressão de que essas teorias desvalorizam o altruísmo e que os comportamentos explicados por elas não são “realmente” altruístas. É fácil entender a razão disso. Pensamos comumente que ações altruístas são desinteressadas, que são feitas tendo em vista o interesse do recipiente e não o nosso próprio. Mas a teoria da seleção de parentesco explica o comportamento altruísta como uma estratégia sagaz desenvolvida pelos genes egoístas como uma maneira de aumentar sua representação no reservatório gênico em detrimento dos outros genes. Será que isso significa que os comportamentos em questão são apenas “aparentemente” altruístas, dado serem em última instância o resultado do autointeresse gênico? A teoria do altruísmo recíproco também parece “retirar o altruísmo do altruísmo”. Comportar-se bem com alguém a fim de obter benefícios no futuro parece ser de algum modo a antítese do altruísmo “real” – é apenas autointeresse postergado.

Essa é uma linha de argumentação tentadora. De fato, Trivers (1971), e, talvez Dawkins (1976), tenham se sentidos tentados por ela. Não obstante, ela não convence. O ponto central a ser lembrado é que o altruísmo biológico não pode ser equacionado ao altruísmo no sentido vernacular de senso comum. O altruísmo biológico é definido em termos de consequências de aptidão, e não de intenções motivadoras. Se por altruísmo “real” nos referimos ao altruísmo perpetrado com a intenção de ajudar, então a vasta maioria das criaturas vivas não são capazes de altruísmo “real”, e, por conseguinte, também não são capazes de egoísmo “real”. Formigas e cupins, por exemplo, presumivelmente, não têm intenções conscientes; por isso seu comportamento não pode ser feito com a intenção de promover seu próprio interesse, nem o interesse de outrem. Desse modo, não faz sentido a afirmação de que as teorias evolutivas apresentadas anteriormente mostram que o altruísmo na natureza é apenas aparente. O contraste entre altruísmo “real” e altruísmo meramente aparente não se aplica à maior parte das espécies animais.

A ideia de que o altruísmo direcionado ao parentesco não é “real” foi, em alguma medida, promovido pelo uso da terminologia do “gene egoísta” de Dawkins (1976). Como já vimos, a perspectiva centrada no gene tem utilidade heurística para a compreensão da evolução dos comportamentos altruístas, especialmente aqueles que evoluem por seleção de parentesco. Mas falar de genes “egoístas”

tentando aumentar sua representação no reservatório gênico é claramente uma metáfora (como admitiu Dawkins); não há qualquer sentido literal no qual os genes “tentam” fazer o que quer que seja. **Qualquer** explicação evolutiva de como um traço fenotípico evolui tem de mostrar em última instância que esse caractere leva a um aumento na frequência dos genes que o codificam (presumindo que o caractere seja transmitido geneticamente). Portanto, uma estória envolvendo um “gene egoísta”, por definição, pode ser contada sobre qualquer caractere, incluindo um traço comportamental, que tenha evoluído por seleção natural darwiniana. Dizer que a seleção de parentesco interpreta o comportamento altruísta como uma estratégia projetada por genes “egoístas” para auxiliar a sua propagação não está errada; mas é apenas uma outra forma de dizer que uma explicação darwiniana pra a evolução do altruísmo foi encontrada. Como notaram Sober e Wilson (1998), se alguém insistir em dizer que os comportamentos que evoluem por seleção de parentesco/correlação doador-recipientes são “realmente egoístas”, estará reservando a palavra “altruísta” para comportamentos que não podem definitivamente evoluir por seleção natural.

Será que as teorias da evolução do altruísmo biológico se aplicam a humanos? Isso é parte da questão mais ampla de saber se as ideias sobre a evolução do comportamento animal podem ser extrapoladas a humanos, uma questão que alimentou a controvérsia sobre a sociobiologia na década de 1980 e ainda hoje continua viva (*vide* BOYD; RICHERSON, 2006; BOWLES; GINTIS, 2011; STERELNY, 2012). Todos os biólogos aceitam que o *Homo sapiens* é uma espécie que evoluiu, e, por conseguinte, que os princípios evolutivos gerais se aplicam a ela. No entanto, o comportamento humano é obviamente influenciado pela cultura numa proporção muito maior do que qualquer outro animal, além de ser também produto de crenças e desejos conscientes (embora isso não signifique necessariamente que a genética não tenha influência). Não obstante, pelo menos algum comportamento humano parece se adequar às previsões das teorias evolutivas apresentadas anteriormente. Em geral, os humanos se comportam mais altruísticamente (no sentido biológico) em prol de seus parentes próximos do que de não aparentados, por exemplo, ao ajudar os parentes na criação dos filhos, exatamente como a teoria da seleção de parentesco prevê. É também verdade que tendemos a ajudar aquelas que nos ajudaram no passado, exatamente como a teoria do altruísmo recíproco prevê. Por outro lado, os humanos são únicos em sua cooperação extensiva com não aparentados; e, mais geralmente, numerosos comportamentos humanos parecem anômalos do ponto de vista da aptidão biológica. Pense, por exemplo, na adoção.

Pais que adotam filhos em vez de terem os próprios reduzem sua própria aptidão biológica; obviamente, a adoção é um comportamento altruísta. Mas ela não beneficia o parentesco – pois os pais em geral não têm qualquer parentesco com as crianças que adotam – e nem os pais têm muito a ganhar em termos de benefícios recíprocos. Assim, embora considerações evolutivas possam nos ajudar a entender alguns comportamentos humanos, elas têm de ser aplicadas com cuidado.

No que concerne ao comportamento humano a distinção entre altruísmo biológico – definido em termos de consequências de aptidão – e altruísmo “real” – definido em termos das intenções conscientes dos agentes de ajudar os outros – faz sentido. (Às vezes o rótulo “altruísmo psicológico” é usado no lugar altruísmo “real”). Qual é a relação entre esses dois conceitos? Eles parecem ser independentes em ambas as direções, como argumentou Elliott Sober (1994); veja também Vromen (2012) e Clavien e Chapuisat (2013). Uma ação executada com a intenção consciente de ajudar outro ser humano pode não afetar a aptidão biológica de todo, de modo que ela não seria considerada altruísta no sentido biológico. Por outro lado, uma ação levada a cabo por puro autointeresse, ou seja, sem a intenção consciente de ajudar ao outro, pode melhorar tremendamente sua aptidão biológica.

Sober argumenta que, ainda que aceitemos uma abordagem evolutiva ao comportamento humano, não há razão particular para pensarmos que a evolução teria feito os humanos egoístas em vez de altruístas psicológicos (*vide* SCHULZ, 2011). Muito pelo contrário. É possível que a seleção natural tivesse favorecido humanos que se preocupassem genuinamente em ajudar aos outros, ou seja, que fossem capazes de altruísmo “real” ou psicológico. Suponha que haja uma vantagem associada à atividade de tomar conta dos filhos de outrem – uma ideia bastante plausível. Assim, os pais que **realmente** se preocupam com o bem-estar de seus filhos, isto é, que são altruístas “reais”, terão uma aptidão inclusiva maior; por conseguinte, espalharão mais o seus genes do que os pais que apenas fingem se preocupar ou que não se preocupam. Portanto, a evolução pode muito bem fazer com que o altruísmo “real” ou psicológico evolua. Contrário ao que geralmente se pensa, uma abordagem evolutiva ao comportamento humano **não** implica que os humanos sejam provavelmente motivados apenas pelo autointeresse. Uma estratégia pela qual os “genes egoístas” possam aumentar sua representação futura é fazer com que os humanos sejam **não**-egoístas no sentido psicológico.

Referência bibliográfica

- ABBOT, P. et. al., 2011, 'Inclusive Fitness Theory and Eusociality', *Nature*, 471: E1–E4.
- AVITAL, E. & JABLONKA, E., 2000, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- AXELROD, R. & HAMILTON, W. D., 1981, 'The Evolution of Cooperation', *Science*, 211: 1390–96.
- AXELROD, R., 1984, *The Evolution of Cooperation*, New York: Basic Books.
- BIRCH, J., forthcoming, 'Hamilton's Rule and its Discontents', *British Journal for the Philosophy of Science*.
- BOWLES, S. & GINTIS, H., 2011, *A Cooperative Species: Human Reciprocity and its Evolution*, Princeton: Princeton University Press.
- BOYD, R. & MCILREATH, R., 2007, *Mathematical Models of Social Evolution*, Chicago: Chicago University Press.
- BOYD, R. & RICHESON, P., 2006, 'Culture and the Evolution of the Human Social Instincts', in S. Levinson and N. Enfield (eds.), *Roots of Human Sociality*, Oxford: Berg.
- BOURKE, A. & FRANKS, N., 1995, *Social Evolution in Ants*, Princeton: Princeton University Press.
- CARTER, G. G. & WILKINSON, G. S., 2013, 'Food Sharing in Vampire Bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment', *Proceedings of the Royal Society B*, 280: 20122573, doi 10.1098/rspb.2012.2573.
- CLAVIEN, C. & CHAPUISAT, M., 2013, 'Altruism across disciplines: one word, multiple meanings', *Biology and Philosophy*, 28(1): 125–140.
- CRONIN, H., 1991, *The Ant and the Peacock*, Cambridge: Cambridge University Press.
- DARWIN, C., 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, London: John Murray.
- DARWIN, C., 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, New York: Appleton.
- DAWKINS, R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.
- DAWKINS, R., 1979, 'Twelve Misunderstandings of Kin Selection', *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51: 184–200.
- DAWKINS, R., 1982, *The Extended Phenotype*, Oxford: Oxford University Press.
- DUGATKIN, L. A., 1997, *Cooperation among Animals: an Evolutionary Perspective*, Oxford: Oxford University Press.
- DUGATKIN, L. A., 2006, *The Altruism Equation*, Princeton: Princeton University Press.

- FLETCHER, J. A. & ZWICK, M., 2004, 'Strong Altruism Can Evolve in Randomly Formed Groups', *Journal of Theoretical Biology*, 228: 303–13.
- FLETCHER, J. A. & DOEBELI, M., 2006, 'How Altruism Evolves: Assortment and Synergy', *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1389–1393.
- FRANK, S. A., 1998, *Foundations of Social Evolution*, Princeton: Princeton University Press.
- GARDNER, A., ALPEDRINHA J. & WEST S. A., 2012, 'Haplodiploidy and the evolution of eusociality: split sex ratios', *American Naturalist*, 179: 240–56.
- GARDNER, A. & WEST S. A., 2010, 'Greenbeards', *Evolution*, 64(1): 25–38.
- GRAFEN, A., 1984, 'Natural Selection, Kin Selection and Group Selection', in *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- GRAFEN, A., 1985, 'A Geometric View of Relatedness', *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 2: 28–89.
- GRAFEN, A., 2006, 'Optimization of Inclusive Fitness', *Journal of Theoretical Biology*, 238: 541–63.
- HAMILTON, W. D., 1964, 'The Genetical Evolution of Social Behaviour I and II', *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1–16, 17–32.
- HAMILTON, W. D., 1970, 'Selfish and Spiteful Behaviour in an Evolutionary Model', *Nature*, 228: 1218–1220.
- HAMILTON, W. D., 1972, 'Altruism and Related Phenomena, mainly in the Social Insects', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 193–232.
- HAMILTON, W. D., 1975, 'Innate Social Aptitudes in Man: an Approach from Evolutionary Genetics', in *Biosocial Anthropology*, R. Fox (ed.), New York: Wiley.
- HAMILTON, W. D., 1996, *Narrow Roads of Gene Land*, New York: W. H. Freeman.
- HAMMERSTEIN, P., 2003, 'Why is Reciprocity so Rare in Social Animals? A Protestant Appeal', in P. Hammerstein (ed.) *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, Cambridge MA: MIT Press.
- KERR, B., FELDMAN, M. W. & GODFREY-SMITH, P., 2004, 'What is Altruism?', *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 135–140.
- LEHMANN, L. & KELLER, L., 2006 'The Evolution of Cooperation and Altruism. A General Framework and Classification of Models', *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1365–1725.
- LEHMANN, L., KELLER, L., WEST, S., & ROZE, D., 2007 'Group Selection and Kin Selection: Two Concepts but One Process', *Proceedings of the National Academy of the Sciences*, 104(16): 6736–6739.

- LEIGH, E. G. jr., 2010 'The Group Selection Controversy', *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1): 6–19.
- MARSHALL, J. A., 2011 'Group Selection and Kin Selection: formally equivalent approaches', *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7): 325–32.
- MAYNARD SMITH, J., 1964, 'Group Selection and Kin Selection', *Nature*, 201: 1145–1147.
- MAYNARD SMITH, J., 1974, 'The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflicts', *Journal of Theoretical Biology*, 47: 209–21.
- MAYNARD SMITH, J., 1982, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge: Cambridge University Press.
- MAYNARD SMITH, J., 1998, 'The Origin of Altruism', *Nature*, 393: 639–640.
- MAYNARD SMITH, J., & SZATHMARY, E., 1995, *The Major Transitions of Life*, New York: W.H. Freeman.
- MICHOD, R. E., 1982, 'The Theory of Kin Selection', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 23–55.
- NOWAK, M., 2006, *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*, Harvard: Harvard University Press.
- NOWAK, M. A., TARNITA, C. E. & WILSON, E. O., 2010, 'Evolution of Eusociality', *Nature*, 466: 1057–62.
- NUNNEY, L., 1985, 'Group Selection, Altruism and Structured-Deme Models', *American Naturalist*, 126: 212–35.
- OKASHA, S., 2002, 'Genetic Relatedness and the Evolution of Altruism', *Philosophy of Science*, 69, 1: 138–149.
- OKASHA, S., 2005, 'Altruism, Group Selection and Correlated Interaction', *British Journal for the Philosophy of Science*, 56: 703–24.
- OKASHA, S., 2006, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- QUELLER, D. C., 1992a, 'A General Model for Kin Selection', *Evolution*, 46: 376–380.
- QUELLER, D. C., 1992b, 'Quantitative Genetics, Inclusive Fitness, and Group Selection', *American Naturalist*, 139: 540–558.
- ROSENBERG, A., 1992, 'Altruism: Theoretical Contexts', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.
- SACHS, J. L., 2004, 'The Evolution of Cooperation', *The Quarterly Review of Biology*, 79: 135–160.
- SCHULZ, A., 2011, 'Sober & Wilson's Evolutionary Arguments for Psychological Altruism: A Reassessment', *Biology and Philosophy*, 26: 251–260.

- SEGERSTRALE, U., 2000, *Defenders of the Truth: the Battle for Science in the Sociobiology Debate and Beyond*, Oxford: Oxford University Press.
- SKYRMS, B., 1996, *Evolution of the Social Contract*, Cambridge: Cambridge University Press.
- SOBER, E., 1988, 'What is Evolutionary Altruism?', in *New Essays on Philosophy and Biology (Canadian Journal of Philosophy Supp. Vol. 14)*, B. Linsky and M. Mathen (eds.), Calgary: University of Calgary Press.
- SOBER, E., 1994, 'Did Evolution Make us Psychological Egoists?', in his *From A Biological Point of View*, Cambridge: Cambridge University Press.
- SOBER, E., 2011, *Did Darwin Write the Origin Backwards?*, New York: Prometheus.
- SOBER, E. & WILSON D.S., 1998, *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- STERELNY, K., 2012, *The Evolved Apprentice*, Cambridge MA: MIT Press.
- TABORSKY, M. 2013, 'Social Evolution: Reciprocity There Is', *Current Biology*, 23(11): R486–88.
- TRIVERS, R. L., 1971, 'The Evolution of Reciprocal Altruism', *Quarterly Review of Biology*, 46: 35–57.
- TRIVERS, R. L., 1985, *Social Evolution*, Menlo Park CA: Benjamin/Cummings.
- UYENOYAMA, M. K. & FELDMAN, M. W., 1992, 'Altruism: some Theoretical Ambiguities', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.
- VROMEN, J., 2012, 'Human Cooperation and Reciprocity', in *Evolution and Rationality*, S. Okasha and K. Binmore (eds.), Cambridge: Cambridge University Press.
- WEST, S. A., GRIFFIN, A. S. & GARDNER, A., 2007, 'Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection', *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 415–432.
- WILKINSON, G. S., 1984, 'Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat', *Nature*, 308: 181–184.
- WILKINSON, G. S., 1990, 'Food Sharing in Vampire Bats', *Scientific American*, 262, 2: 64–70.
- WILLIAMS, G. C., 1966, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.
- WILSON E. O., 1975, *Sociobiology: the New Synthesis*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- WILSON, D. S., 1977, 'Structured Demes and the Evolution of Group-Advantageous Traits', *American Naturalist*, 111: 157–85.

- WILSON, D. S., 1980, *The Natural Selection of Populations and Communities*, Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.
- WILSON, D. S., 1990, 'Weak Altruism, Strong Group Selection', *Oikos*, 59: 135–48.
- WILSON, D. S., 1991, 'On the Relationship between Evolutionary and Psychological Definitions of Altruism and Egoism', *Biology and Philosophy*, 7: 61–68.
- WILSON, D. S. & DUGATKIN, L. A., 1992, 'Altruism: Contemporary Debates', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.

Sociobiologia*

Autoria: Catherine Driscoll

Tradução: L. H. Marques Segundo

Revisão: Gabriela Guerra Leal Souza

O termo “sociobiologia” foi introduzido em *Sociobiology: The New Synthesis* [*Sociobiologia: A Nova Síntese*] (1975) de E. O. Wilson como o “estudo sistemático das bases biológicas de todo o comportamento social” (WILSON 1975, 4). Wilson parece se referir com “as bases biológicas do comportamento” às causas sociais e ecológicas que guiam a evolução do comportamento em populações animais ao invés das causas neurológicas e psicológicas do comportamento em indivíduos; Wilson, no entanto, pensava claramente que a sociobiologia e a neurociência tivessem importantes interações teóricas (WILSON 1975, 5). As referências à evolução feitas por Wilson são geralmente referências à evolução por seleção natural, embora ele aceite que a ação da seleção nas sociedades animais possa

*DRISCOLL, C., Sociobiology. In: ZALTA, E. N. (ed.). The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Spring Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2018. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/spr2018/entries/sociobiology/>. Acesso em: 15 mar. 2022.

The following is the translation of the entry on Sociobiology by Catherine Driscoll, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/spr2018/entries/sociobiology/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/sociobiology/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

ter como consequência resultados mal-adaptativos em nível de populações (*vide* WILSON, 1975, cap. 4).

Uma aceção possível para “sociobiologia”, portanto, é aquele tipo de trabalho identificado por Wilson na parte de seu livro que trata dos animais não-humanos: abordagens metodológicas adaptacionistas que visam entender as causas e a natureza do comportamento animal. O termo “sociobiologia”, no entanto, especialmente usado para se referir ao trabalho que Wilson descrevera na maior parte de seu livro, era um neologismo, e Wilson o usou para se referir ao trabalho de cientistas que não usavam tal termo para se referir ao próprio trabalho. O nome “sociobiólogo” sequer fora aceito universalmente por tais cientistas. Muito pelo contrário; embora poucos cientistas continuassem a usar o termo “sociobiologia” para descrever o próprio trabalho (*vide* HARDY, 1999), durante a controvérsia sobre a sociobiologia e mesmo após, os cientistas que usavam essas abordagens tendiam a usar outros termos, mais comumente “ecológica comportamental” (KREBS; DAVIES, 1978).

O comportamento animal não-humano não é, todavia, o único assunto tratado em *Sociobiology*; notoriamente, o primeiro e último capítulos do livro tratavam das perspectivas de Wilson sobre o comportamento humano ser passível de ser estudado por um tipo similar de projeto. Essas perspectivas foram desenvolvidas em alguma medida em seu livro posterior *On Human Nature* [*Sobre a Natureza Humana*] (WILSON, 1978). Por várias razões, em especial Wilson ter sido interpretado como defensor da ideia de que muitos comportamentos sociais problemáticos eram imutáveis, os conteúdos desses dois capítulos provocaram um debate extremamente desconfortável, às vezes chamado de “a guerra da sociobiologia”. Uma boa discussão da história e da sociologia da “guerra da sociobiologia” encontra-se em Segerstrale (2000). Dado esse debate ter atraído tanta atenção, o termo “sociobiologia” acabou sendo associado a esse primeiro projeto **humano**, ou pelo menos a sua descrição atraiu o ataque de seus críticos (*vide* ALLEN *et al.*, 1975; CAPLAN, 1979; GOULD, 1977, p. 251-259, 1978; *Sociobiology Study Group of Science for People*, 1976). O projeto humano de Wilson poderia ser chamado de “sociobiologia pop” graças a Kitcher (1985). Os críticos alegavam que os “sociobiólogos pop” estavam comprometidos com uma forma de determinismo genético, um adaptacionismo excessivamente forte e tinham uma tendência a ignorar os efeitos da aprendizagem e da cultura.

O termo “sociobiologia” é também usado eventualmente para se referir a abordagens evolutivas **atuais** ao comportamento humano, às quais conservam o foco comportamental referido por Wilson (CRIFFITHS, 2008; STERELNY; GRIFFITHS, 1999). Porém, embora influenciadas pelo projeto concebido por Wilson, a maioria

dos projetos contemporâneos que estudam a evolução do comportamento parecem ter desenvolvido uma variedade de características teóricas e metodológicas próprias (SMITH *et al.*, 2001; WINTERHALDER; SMITH, 1992); talvez a melhor maneira de se entender a sociobiologia nesse caso seja em termos “filogenéticos”, como um ancestral histórico desses projetos. Entre os “descendentes” da sociobiologia incluem-se a *ecologia do comportamento humano* e, mais recentemente, a *teoria da herança dual* (BOYD; RICHESON, 1985; CAVALLI-SFORZA; FELDMAN, 1981) e a *psicologia evolutiva* (COSMIDES; TOOBY, 1987). Esses projetos, enquanto um grupo, são às vezes referidos como “ciências sociais evolutivas” (SMITH *et al.*, 2001).⁷¹ As diferentes perspectivas e escolhas teóricas da metodologia foram se enraizando em cada projeto com o passar do tempo, o que causou um aumento na disparidade entre eles. As divisões seguem parcialmente as disciplinas, com os antropólogos tendendo à ecologia comportamental humana; os psicólogos tendendo à psicologia evolutiva, e aqueles com alguma formação em construções de modelos em biologia populacional tendendo à teoria da herança dual. Todos esses três projetos conservaram alguma característica do projeto original de Wilson, em particular a sua abordagem metodológica adaptacionista. Desses três, a ecologia comportamental humana é a que mais pode ser chamada de “sociobiologia”, graças a seu foco na evolução do comportamento (a psicologia evolutiva foca na evolução de mecanismos ou módulos psicológicos como, por exemplo, a detecção de trapaceiros; a teoria da herança dual estuda a evolução cultural de traços que são socialmente aprendidos).

Este verbete dará atenção, portanto, às três principais acepções de “sociobiologia”. Primeiro, descreverá brevemente a ecologia comportamental animal não-humana descrita por Wilson como “sociobiologia”. Segundo, descreverá e avaliará a caracterização da “sociobiologia pop” que veio a ser atacada por vários cientistas e filósofos na segunda metade dos anos 1970. Terceiro, descreverá as principais características da ecologia comportamental atual. A seção final discutirá algumas das críticas centrais à sociobiologia e à ecologia comportamental presentes na bibliografia e explorará algumas possíveis respostas.

⁷¹ São também chamadas de “psicologia evolutiva”, com “e” e “p” minúsculos, por Buller (2005); essa terminologia não é usada neste artigo devido a sua tendência minimizar a diferença entre o foco psicológico da chamada “escola de Santa Barbara” de psicologia evolutiva e o foco comportamental da ecologia comportamental humana.

1 A sociobiologia enquanto ecologia comportamental

A primeira acepção de “sociobiologia” é a do próprio termo usado por Wilson para se referir ao trabalho que é atualmente (e era naquela altura) chamado de *ecologia comportamental*. A ecologia comportamental é uma ciência que usa a teoria evolutiva, especialmente métodos adaptacionistas, para tentar entender o comportamento animal. Considere, por exemplo, a fêmea da parasitária vespa joia. Essa vespa vive e põe seus ovos em pupas de moscas varejeiras; após a vespa fêmea dessa espécie nascer e atingir a idade adulta ela acasala com um dos machos que também ocupa a sua pupa, emergindo então e voando para pôr seus ovos em outra pupa. A vespa joia é haplodiploide, e as fêmeas podem controlar o sexo de sua prole controlando a fertilização do ovo ao ser colocado. O que é particularmente interessante nessa vespa é que a porcentagem de fêmeas para machos postos por ela depende de ela chegar primeiro na pupa. Se ela chegar primeiro à pupa, põe uma quantidade de ovos, sendo a maioria constituída por fêmeas (cerca de 91,3%) e alguns machos (cerca de 8,7%). No entanto, se ela chega numa pupa onde outra fêmea já estava (isso é chamado de *sobreparasitismo*), ela põe uma quantidade maior de machos do que de fêmeas. Os ecólogos comportamentais estão interessados em entender por que comportamentos animais com esse têm as características peculiares que tem.

A ecologia comportamental é às vezes caracterizada em termos de suas relações com a nascente “etologia”, cujos praticantes mais notórios são provavelmente Konrad Lorenz e Niko Tinbergen. Tinbergen (1963) celebrenemente descreveu quatro tipos de perguntas que um etólogo poderia fazer na tentativa de entender algum padrão de comportamento animal, tal como a estratégia de postura de ovos da vespa joia. Primeiro, o etólogo poderia fazer perguntas sobre as **causas proximais** do comportamento: por exemplo, quais os mecanismos neurológicos ou psicológicos levam a vespa a pôr seus ovos de acordo com o padrão que põe? Quais mecanismos são responsáveis pelo **desenvolvimento** desse mecanismo – quais os processos desenvolvimentais constroem o tecido neural que causa diretamente o comportamento de pôr ovos? Segundo, o etólogo poderia fazer duas perguntas evolutivas distais sobre o comportamento: qual é a **função evolutiva** do comportamento, ou seja, de que modo colocar ovos de acordo com esse padrão contribui para o sucesso reprodutivo da vespa, para o sucesso reprodutivo de seus ancestrais e, desse modo, para a história da evolução desse comportamento via seleção natural (se essa for

sua história) na população de vespas joia? E também, qual é a **filogenia** desse comportamento, isto é, quando foi que ele surgiu na árvore evolutiva da vespa joia?

Ao contrário dos etólogos, os ecólogos comportamentais que estudam o comportamento animal tendiam primeiramente a se focar na terceira pergunta, a pergunta sobre a função evolutiva, em detrimento das outras (GRIFFITHS, 2008; KREBS; DAVIES, 1997). Griffiths (2008) argumenta que tal foco por parte dos ecólogos comportamentais em questões sobre função em detrimento de questões sobre causação, desenvolvimento e filogenia (mas especialmente desenvolvimento) foi altamente problemático, uma vez que as quatro perguntas não podem ser respondidas de maneira independente. O desenvolvimento restringe a evolução de traços biológicos de múltiplas formas, e do comportamento em especial, uma vez que o comportamento depende do desenvolvimento tanto nos nível neurológico quanto no nível psicológico. Os ecólogos comportamentais, porém, durante muito tempo consideraram a complexidade dos recursos desenvolvimentais de modo a contribuir para o comportamento como uma razão para (pelo menos temporariamente) evitar que tais estudos fizessem parte de seu estudo da evolução do comportamento. Grafen (1984) argumenta que o problema com as abordagens desenvolvimentais ao comportamento é que elas são difíceis e longas de executar, especialmente se o *único* ou *primordial* propósito do trabalho desenvolvimental é checar se o caractere em questão tem de fato uma história evolutiva capaz de ser entendida através do uso de métodos adaptacionistas. Grafen argumenta que se os ecólogos comportamentais tivessem de executar estudos desenvolvimentais ou psicológicos a fim de que estivessem relativamente confiantes em suas conclusões acerca da história evolutiva dos caracteres, eles provavelmente não continuariam os estudos evolutivos, pois tal trabalho desenvolvimental e genético levaria demasiado tempo. E pior, tais estudos poderiam muito bem não ter quaisquer interesses por si próprios e representar uma perda de tempo e recursos ao cientista – nem todos os caracteres têm um pano de fundo desenvolvimental interessante ou iluminante, ou são produzidos por mecanismos psicológicos interessantes e desconhecidos. Ao invés, Grafen argumenta que os ecólogos comportamentais deveriam usar aquilo a que ele chama “estratagema fenotípico” no estudo da evolução dos traços comportamentais. Isso requer que se assuma que as causas proximais desenvolvimentais, psicológicas e genéticas de um traço comportamental – tal como a estratégia de postura de ovos da vespa joia – são de um tipo tal que permitem aos cientistas que “simulem” a sua clareza durante a construção de modelos evolutivos, permitindo ainda que os modelos resultantes forneçam aproximadamente as respostas corretas sobre as restrições, condições

e processos primários que agiram sobre aquele caractere durante sua evolução. Para uma perspectiva similar, confira Maynard Smith (1982, p. 6 *et seq.*).

Desde que Grafen escrevera seu artigo a ecologia comportamental não-humana se afastou do estratagema fenotípico, no entanto; começou-se a prestar atenção aos mecanismos proximais, não simplesmente porque eles ajudam a responder se uma estratégia comportamental poderia ter evoluído por seleção natural num caso particular, mas também porque a natureza dos custos e benefícios de aptidão adquiridos por um organismo às vezes dependem de como o problema adaptativo enfrentado é resolvido. Por exemplo, Lotem *et al.* (1995) recorre ao tipo de mecanismo de aprendizagem usado pelos rouxinóis grandes dos caniços para detectar a presença de cucos em seus ninhos: isso limita o quão confiável pode ser a sua detecção de ovos de cuco. Similarmente, Shuker e West (2004) argumentam que as restrições sobre a estratégia de postura de ovos da vespa joia não pode ser adequadamente entendida sem que se preste atenção aos limites nos mecanismos de detecção que a vespa usa para determinar a presença ou ausência de **outras fêmeas** versus os **ovos** de outras fêmeas em cada área.

Talvez a ferramenta analítica mais importante do ecólogo comportamental seja o *modelo de otimalidade*⁷² (MAYNARD SMITH, 1978): porém, são também usados modelos dependentes de frequência, que não pressupõem a fixação de um caractere na população, tal como os modelos de estratégia estável (MAYNARD SMITH, 1982). Confira, também, o verbete sobre teoria dos jogos evolutiva⁷³ e os modelos dinâmicos, como aqueles empregados no estudo de caracteres na história da vida (ROFF, 1992). Os modelos de otimalidade são desenvolvidos para mostrar quais estratégias comportamentais, dado um conjunto de estratégias possíveis, maximizariam um valor de aptidão local⁷⁴ [*local fitness currency*] sob uma gama de condições e restrições ecológicas implícita ou explicitamente representadas na

⁷² N.T.: *Optamility model*, no original. É comum encontrar na bibliografia, em língua portuguesa, as expressões “modelo de otimalidade” e “modelo de otimização”. Optei pela primeira.

⁷³ Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/game-evolutionary/>. Acesso em: 15 mar. 2022.

⁷⁴ O valor de aptidão local é uma propriedade de um organismo ou seu ambiente que se correlaciona confiavelmente à aptidão desse organismo (por exemplo, a quantidade de comida coletada pelo organismo por unidade de tempo, a quantidade de oportunidades de acasalamento apresentadas a um organismo, etc.).

estrutura matemática do modelo. Essas condições supostamente representam as **condições de seleção** do caractere, ou seja, as condições responsáveis por guiar a sua evolução via seleção natural (BRANDON, 1990); contudo, elas geralmente são derivadas pela observação das condições sob as quais o organismo atualmente vive, uma vez que é geralmente aceito que tais condições têm permanecido aproximadamente as mesmas no decorrer da evolução do organismo (TURKE, 1990). Werren (1980) forneceu exatamente tal modelo para a vespa joia; o modelo sugere que a razão para a mudança na proporção entre filhos e filhas quando uma fêmea encontra uma pupa ocupada se deve à oportunidade potencial de acasalar com as filhas da primeira vespa. Se apenas a primeira vespa põe seus ovos na pupa, então as filhas eclodidas cruzam com seus irmãos e toda a sua prole é formada inteiramente por descendentes da primeira vespa. Isso significa que a primeira vespa precisa produzir muitos poucos machos – apenas o suficiente para acasalar com todas as fêmeas; o sucesso reprodutivo da segunda geração da primeira vespa é maximizada através da maximização do número de fêmeas. Porém, quando há uma vespa sobreparasitária, os filhos da vespa sobreparasitária podem acasalar com um alto número de filhas da primeira vespa. A vespa sobreparasitária precisa maximizar o número de fêmeas na pupa que cruzam com os filhos dela ao invés de cruzarem entre irmãos, e ao mesmo tempo limitar a quantidade de competição entre seus filhos. Assim, se ela tem apenas poucos ovos para botar, faz sentido que todos botados sejam machos; como o tamanho da ninhada aumenta, faz sentido que se aumente gradualmente a proporção de filhas na mistura. Werren calculou as porcentagens ótimas de machos e fêmeas para cada ninhada. As suas observações quanto à proporção de machos para fêmeas bateram com as previsões desse modelo de maneira razoável, embora não perfeitamente.

Há algum debate entre vários filósofos e ecólogos comportamentais sobre o que exatamente se pretende demonstrar através do uso de modelos de otimalidade como o de Werren. Orzack e Sober (1994) defendem que ecólogos comportamentais como Werren usam modelos de otimalidade para demonstrar que os caracteres em questão são adaptações, ou seja, que esses caracteres evoluíram por seleção natural. Ademais, Orzack e Sober consideram os modelos de otimalidade como modelos **de censura**, isto é, são desenvolvidos para determinar o resultado da seleção natural numa população em que a seleção natural é a única força importante e, desse modo mostrar, dado que o modelo prevê corretamente os traços observados dos caracteres em estudo, que a seleção natural era a força mais importante em

sua evolução.⁷⁵ A ideia então é a de que o sucesso relativo do modelo de Werren visava demonstrar que a seleção natural era a força mais importante na evolução da estratégia de postura de ovos da vespa joia – outras forças até poderiam estar envolvidos, porém elas não eram causalmente importantes. Vários filósofos têm argumentado, contudo, que tais modelos não fazem suposições fortemente adaptacionistas; Potochnik (2009), por exemplo, argumenta que os modelos de otimalidade são construídos apenas para mostrar o papel geral que a seleção natural e outras forças (como as restrições desenvolvimentais) estão atuando, e não para testar hipóteses adaptacionistas sobre as estratégias comportamentais em questão, isto é, no exemplo acima, o sucesso do modelo visava mostrar que a seleção natural estava agindo sobre a estratégia da vespa joia, e a **maneira** pela qual agiu sobre tal estratégia foi através dos efeitos da competição entre as vespas macho na pupa, nas variações do tamanho da ninhada e em outras condições e restrições às quais o modelo de Werren recorria. O sucesso do modelo **não** visava mostrar que a seleção natural era a única força envolvida na evolução da estratégia da vespa joia. Para outras críticas à perspectiva dos modelos de censura, veja Rice (2012) e Bolduc e Cezilly (2012).

Vale notar, porém, que alguns ecólogos comportamentais dizem não usar modelos de otimalidade para testar se a seleção natural está agindo ou não sobre um caractere; ao invés disso, pressupõe a operação da seleção natural a fim de testar hipóteses sobre as condições e restrições que agem sobre tal caractere (PARKER; MAYNARD SMITH, 1990). Isso talvez seja problemático, caso queira dizer que os ecólogos comportamentais aceitam cegamente a perspectiva de que a seleção natural otimiza a maioria dos caracteres mas nunca a testam adequadamente. Uma interpretação de Parker e Maynard Smith (1990), porém, não é a de que os ecólogos comportamentais tenham um comprometimento não falseável com a ideia de que a seleção natural é um otimizador. Muito pelo contrário, eles estão afirmando que os ecólogos comportamentais não têm como foco a testagem de hipóteses

⁷⁵ Note que há exceções comuns a isso; em particular, modelos dependentes de frequência, como os modelos ESS [*Evolutionarily Stable Strategies/Estratégias Evolutivamente Estáveis*], não preveem a fixação de um único traço que seja o mais adaptativo, mas sim uma variedade de estratégias diferentes com frequências diferentes numa população em estudo.

sobre a operação da seleção natural em si. Os ecólogos comportamentais fazem a suposição preliminar de que um caractere é uma adaptação a fim de testar outras hipóteses sobre esse caractere – eles “fazem de conta que” o caractere é uma adaptação e usam essa suposição para detectar **desvios** da otimalidade que poderiam revelar *tradeoffs* e restrições interessantes. A natureza do desvio pode sugerir aquilo que falta ao modelo. A consequência disso é que quando os modelos falham inicialmente, os cientistas não procuram por hipóteses alternativas não-adaptacionistas, mas em vez disso procuram **inicialmente** por novas restrições, *tradeoffs* e condições sob as quais a seleção poderia estar operando. Por exemplo, Giraldeau (1997) descreve desvios da otimalidade na evolução de fotopigmentos nos bastonetes (ao contrário dos cones) nas retinas de peixes que vivem em certos tipos de ambientes marinhos onde uma mudança na fotossensibilidade seria útil; Giraldeau usa esse desvio para sugerir a presença de uma restrição molecular à evolução dos bastonetes. Presumivelmente, repetidas falhas na tentativa de encontrar modos de preencher os hiatos nesses modelos de otimalidade poderiam, em última instância, resultar na consideração de explicações alternativas não-adaptacionistas por parte dos cientistas. Assim, a fim de que os ecólogos comportamentais façam esse trabalho, eles não precisam se comprometer com a tese forte de que a seleção natural sempre é a força mais importante na origem dos caracteres essa heurística requer, no máximo, a tese de que a seleção natural geralmente faz um trabalho de otimização **local** (ou seja, otimiza apenas relativo a restrições possivelmente severas).

Outra maneira, não tanto considerada, de entender como os ecólogos comportamentais usam os modelos de otimalidade é pensar que eles estão interessados em fornecer uma *descrição funcional* dos caracteres em estudo (KITCHER, 1987); confira Bolduc e Cezilly (2012) para uma perspectiva similar em termos de padrões de decisão em vez de estratégias comportamentais. Uma das coisas que pode interessar ao ecólogo comportamental diz respeito a como exatamente descrever a natureza do comportamento sob consideração: quais são as disposições comportamentais componentes (dentro todas do comportamento do organismo) de cada estratégia, e como tais disposições se juntam enquanto adaptação. Eles precisam oferecer uma descrição da relação entre o comportamento do organismo e seu ambiente, de que maneira isso contribui para a aptidão do organismo. No caso da vespa joia, os ecólogos comportamentais observaram que as vespas põem ovos em proporções diferentes relativas ao sexo em ocasiões diferentes. A questão é como dar sentido a esses comportamentos de postura com proposições de sexo diferentes: a aposta é a de que esses comportamentos diferentes

de alguma forma ocorrem como manifestações de uma estratégia que regula a proporção dos ovos em relação ao sexo; e que ter essa estratégia particular, esse padrão particular de postura de ovos, **faz algo pela** fêmea quando considerado como um todo. Mas por que um ecólogo comportamental deveria aceitar que alguma descrição funcional particular seja verdadeira?

Um modelo de otimalidade pode permitir ao ecólogo comportamental encontrar e testar tal descrição funcional de duas formas. Primeiro, um modelo de otimalidade (explícita ou implicitamente) inclui um *conjunto estratégia*, um conjunto de descrições de estratégias comportamentais possíveis; o modelo escolhe uma dessas descrições de estratégia com aquela que é maximamente adaptativa. No modelo de Werren, o conjunto estratégia seria um conjunto (implícito) de descrições do domínio de estratégias reguladoras da proporção do sexo possíveis que poderiam ser usados pela vespa joia (isto é, cada estratégia envolve um conjunto diferente de escolhas sobre as proporções do sexo em um **domínio completo** de condições relevantes como o parasitismo, o sobreparasitismo e os diferentes tamanho da ninhada). A ideia é que um modelo de otimalidade pode selecionar qual membro desse conjunto é uma descrição da estratégia maximamente adaptativa – de acordo com essa perspectiva daquilo que fazem os ecólogos comportamentais, o modelo de Werren visa selecionar no modelo a descrição da estratégia ótima de postura de ovos relacionada à proporção dos sexos. A hipótese é que essa descrição da estratégia *maximamente adaptativa* será a descrição correta daquilo que a vespa faz. Se for a descrição correta, então Werren pode agora prever quais as proporções filho/filha encontraríamos nos casos de postura de ovos ainda não observados. Essas previsões o permitem testar se a descrição está correta – se essas previsões forem verdadeiras, então, nessa perspectiva, Warren tem uma confirmação de que a descrição dessa estratégia particular de regulação da proporção dos sexos derivada de seu modelo é a descrição correta daquilo que a vespa faz.

Segundo, a descrição da estratégia selecionada pelo modelo não é simplesmente uma descrição sua como uma série de disposições comportamentais (ou seja, disposição para pôr ovos com diferentes proporções entre sexos sob condições diferentes), mas uma descrição de relações entre tais disposições e várias características ecológicas que determinam a aptidão de tais disposições. Por exemplo, no caso da vespa joia, a presença de outros competidores fêmea, a flexibilidade no tamanho da ninhada, a capacidade dos filhos de acasalarem múltiplas vezes, a impossibilidade da migração dos filhos entre as pupas, etc. são características do ambiente que determinam se uma estratégia de postura potencial da vespa joia

será maximamente adaptativa; e um modelo de otimalidade bem confirmado pode mostrar como. Consequentemente, contingente à obtenção da evidência apropriada de que esse é o modelo correto, a descrição da estratégia dada pelo modelo bem-sucedido é (implícita ou explicitamente) uma descrição **funcional** da estratégia – uma descrição de como o comportamento contribui para a aptidão do organismo. Para uma discussão mais detalhada do papel da construção de modelos de otimalidade na biologia, veja o verbete sobre adaptacionismo.⁷⁶

2 A “sociobiologia pop”

O segundo modo pelo qual a “sociobiologia” tem sido entendida diz respeito a uma abordagem particular, especificamente ao comportamento **humano**, a qual Philip Kitcher (1985) chamou “sociobiologia pop” (ao contrário daquilo que ele descreve como “sociobiologia estrita”, que é aproximadamente equivalente à “ecologia comportamental” descrita acima). A sociobiologia pop é assim chamada porque é uma perspectiva sobre como estudar o comportamento humano apresentada para um público geral, não acadêmico, em livros de divulgação escritos por Wilson e outros autores.⁷⁷ Nessa literatura, Wilson e os outros “sociobiólogos pop” apresentam alguns esboços especulativos e preliminares⁷⁸ sobre como uma ciência evolutiva do comportamento humano deveria proceder: o principal foco de Wilson em *On Human Nature* (1978) e em menor proporção no último capítulo de *Sociobiology* (1975) é mostrar que tal ciência é possível, descrever algumas das técnicas que poderiam ser usadas em sua persecução e esboçar algumas análises evolutivas possíveis de certos comportamentos humanos particulares. Por conta dessa

⁷⁶ N.T.: Publicado neste volume.

⁷⁷ Kitcher incluiu nessa literatura da “Sociobiologia pop” o *On Human Nature* e os dois últimos capítulos de *Sociobiology* de Wilson, e também obras de autores como Richard Alexander, Robert Trivers, Richard Dawkins, Pierre van den Berghe, David Barash e Napoleon Chagnon (KITCHER, 1985, p. 15). Por razões de espaço e importância relativa, a nossa discussão se voltará a Wilson.

⁷⁸ Essa talvez seja a descrição mais justa daquilo que tratam os sociobiólogos pop; Barash (1977, cap. 10) é outro sociobiólogo que é explícito quanto à natureza especulativa desse trabalho sobre humanos.

apresentação em editoras populares, a “sociobiologia pop” foi em grande parte responsável por moldar a percepção popular acerca da natureza da sociobiologia (por exemplo, o artigo, do *Time*, *Why you do what you do* [“Por que você faz aquilo que faz”], 1977, v. 110, 1º ago., p. 54) e, consequentemente, despertar a ira dos críticos. Infelizmente, a intensidade desse debate pode ter produzido certa má caracterização das teses da sociobiologia. Esta seção tratará das principais preocupações dos críticos com a inicial sociobiologia “pop” de Wilson, e discutirá até que ponto tais descrições dessas teses são justas, se o forem.

Determinismo genético. Em diversos artigos grandes críticos da sociobiologia tal como Stephen J. Gould (1977, p. 251-259; 1978) e o famoso “Grupo de Estudos de Sociobiologia”, doravante GES (ALLEN *et al.*, 1975; Sociobiology Group of Science for the People, 1976) afirmam que os sociobiólogos são deterministas genéticos radicais. Por exemplo, de acordo com o GES, Wilson acredita que há genes particulares “para” traços comportamentais, incluindo a doutrinação [*indoctrinability*], territorialidade, belicosidade e altruísmo recíproco, e que esses genes estão sujeitos à seleção natural de maneira relativamente direta. De fato, o GES (1976) argumenta que a afirmação de que os caracteres têm uma origem seletiva requer que haja genes “para” tais caracteres; a aparente aceitação de Wilson de que os caracteres podem ter um forte componente cultural é considerada um erro, uma vez que se for esse o caso, então a teoria evolutiva nada nos diz sobre a origem de tais caracteres. Gould (1977), de maneira similar, alega que os sociobiólogos não percebem que os genes produzem caracteres apenas com a contribuição do ambiente.

Ambas as afirmações são consideradas, mesmo por outros críticos, análises injustas das teses dos sociobiólogos, especialmente Wilson – por exemplo, Kitcher, um dos mais fortes críticos da sociobiologia, considera que tanto Gould quanto o GES cometem esse tipo de injustiça. Em *On Human Nature* Wilson descreve os genes como essencialmente fazedores de diferença – ele explicitamente diz que as diferenças nos genes, mesmo para os caracteres herdáveis, explicam apenas a variação nos caracteres na população; eles não são de modo algum causas independentes de qualquer caractere nos indivíduos; a variação no ambiente também explica parte na variação dos caracteres (WILSON 1978, p. 19). Em pelo menos um artigo em resposta ao GES, Wilson diz que, no que concerne à questão das contribuições relativas à variação no comportamento humano a partir da variação nos genes versus a variação no ambiente, as suas “próprias opiniões estavam mais

próximas do polo ambientalista do que do polo genético” (WILSON, 1976, p. 183). Wilson também parece estar tentando apoiar sua afirmação de que há alguns comportamentos humanos que provavelmente são altamente herdáveis: ele descreve uma variedade de tipos de evidências que poderiam identificá-las. Essas evidências incluem a aparência transcultural (*vide* WILSON, 1975, p. 550; WILSON, 1978, p. 20, p. 129); a homologia plausível com outras espécies aparentadas (especialmente os chimpanzés) (por exemplo, 1978, p. 20, p. 27, p. 151); o desenvolvimento inicial do traço em questão (por exemplo, 1975, p. 551; 1978, p. 129); diferenças entre os indivíduos que surgem sem diferenças no ambiente de desenvolvimento (por exemplo, 1978, p. 43-45); e estudo de gêmeos (por exemplo, 1978, p. 145). Finalmente, Wilson afirma que tentar mudar o comportamento humano a partir de sua forma herdável, geralmente, falha ou causa miséria (WILSON, 1978, p. 20)⁷⁹; ele descreve as falhas de certas tentativas de mudar as características do comportamento humano normal através da alteração massiva do ambiente social, como por exemplo, a persistência dos laços familiares na escravidão (1978, p. 136) e na *kibbutzim* israelita (1978, p. 134). Se esses casos constituem ou não boa evidência a favor de sua afirmação é algo a ser debatido (KITCHER, 1985; *Sociobiology Study Group of Science for People*, 1976). É importante ter em mente que, embora Wilson pense que a evidência a favor de alguns comportamentos humanos serem herdáveis seja bastante forte (1978, p. 19), ele vê muitas das explicações evolutivas fornecidas por ele como preliminares e especulativas, e não como completamente prontas. Por exemplo, Wilson (1978, p. 146) é explícito quanto ao caráter preliminar de sua discussão sobre a homossexualidade. Para mais discussão dos problemas relacionados à herdabilidade no estudo da evolução do comportamento veja a seção 4.2 abaixo e o verbete sobre **herdabilidade**.⁸⁰

Ignora o aprendizado e a cultura. Concomitante à objeção de que a sociobiologia pop estava comprometida com o determinismo genético, seus principais defensores são também acusados de serem insensíveis ao problema do aprendizado

⁷⁹ Kitcher (1985) considera a discussão de Wilson sobre a labilidade do comportamento humano como uma descrição do conteúdo de seu “determinismo genético”; Wilson, contudo, parece estar usando-a como **evidência** a favor de sua perspectiva, não como conteúdo dela.

⁸⁰ Disponível em: <https://plato.stanford.edu/entries/heredity/>. Acesso em: 22 mar. 2022.

e da cultura, *i.e.*, ao problema de que muitos caracteres pelos quais eles se interessam simplesmente não estão sujeitos à seleção natural, e que esse estado de coisas pode de fato ser comum nos humanos (KITCHER, 1985; *Sociobiology Study Group of Science for People*, 1976). Wilson, porém, reconhece claramente o importante papel da cultura em muitos traços comportamentais (1976); ele de fato pensa que mesmo diferenças genéticas mínimas que fazem diferença no comportamento poderiam ser exageradas pela aquisição de cultura – é o chamado “efeito multiplicador”, embora tenha se questionado seriamente se o efeito multiplicador funciona (MAYNARD SMITH; WARREN, 1982). Ademais, parcialmente em resposta às preocupações de parte de seus críticos, Wilson acabou por publicar com Charles Lumsden *Genes, Minds and Culture* [*Genes, Mentis e Cultura*] (LUMSDEN; WILSON, 1981), que foi uma tentativa de considerar os efeitos da transmissão cultural sobre a natureza e a dispersão de traços comportamentais, e da interação entre genes e cultura. O livro, porém, foi alvo de duras críticas (*vide* KITCHER, 1985; LEWONTIN, 1981; MAYNARD SMITH; WARREN, 1982). A principal objeção levantada foi a de que os modelos apresentados no livro eram pouco substanciais – as suas características mais interessantes seguiam-se simplesmente das suposições contidas neles, em particular, suposições sobre o grau com o qual os genes “controlam” a cultura (LUMSDEN; WILSON, 1981, p. 13; WILSON, 1978, p. 167).

Adaptacionismo forte. A terceira característica problemática atribuída à sociologia pop foi a sua dependência de uma forma de adaptacionismo excessivamente forte. Tanto no artigo do GES (1976) quanto no famoso “*Sprandels of San Marco*” de Gould e Lewontin (1979), os críticos da sociobiologia argumentam que os sociobiólogos estão comprometidos com um adaptacionismo “panglossiano”. Embora o *Sprandels* se direcione aos “adaptacionistas” em geral, os sociobiólogos eram claramente alguns de seus alvos, por exemplo, o trabalho de David Barash (1976) sobre o ciúme em machos de pássaro azul (*Sialia*).

As acusações centrais no *Sprandels* eram as seguintes: os adaptacionistas tratavam todos os caracteres como adaptações; que ao “atomizarem” os indivíduos em caracteres para estudá-los eles não tinham cuidado em estabelecer que os caracteres atomizados poderiam na verdade evoluir por seleção natural de maneira independente; eles ignoram as restrições desenvolvimentais à evolução; eles falham na identificação de caracteres predominantes devido a outras causas que não a seleção natural; eles falham em distinguir entre adaptações atuais e a história passada da seleção natural; eles geram hipóteses adaptacionistas, falham em sua

testagem e as substituem por outra, ignorando outros tipos interessantes de explicação evolutivas e não-evolutivas. De acordo com Gould e Lewontin, os adaptacionistas nos contam “estórias da carochinha”⁸¹ puramente especulativas e intestáveis como se fossem fatos científicos.

Uma vez mais, na medida em que Wilson e os outros sociobiólogos estão sendo puramente especulativos, essa crítica pode muito bem ser justificada: um bocado das explicações evolutivas de comportamentos humanos particulares oferecidos no primeiro e último capítulos de *Sociobiology* e em *On Human Nature* são especulações da parte de Wilson (embora não uma especulação por completo). Talvez as estórias adaptacionistas especulativas sejam adequadamente descritas como “estórias da carochinha”; a questão é se tais estórias, **tratadas** como hipóteses preliminares, são em si problemáticas. Ademais, embora Wilson não faça qualquer tentativa de testar suas hipóteses especulativas, os ecólogos comportamentais tentam testar hipóteses adaptacionistas sobre os humanos e outros animais. A questão é, uma vez mais, se esses testes são apropriados ou suficientes para estabelecer a verdade das hipóteses em questão. Gould e Lewontin, todavia, fazem objeções mais sofisticadas aos métodos adaptacionistas; algumas delas serão discutidas na seção 4.

3 A sociobiologia como ecologia comportamental humana

A ecologia comportamental humana (ECH), ou ecologia evolutiva humana, é a ciência social evolutiva atual que mais se aproxima do projeto sociobiológico original; é o projeto às vezes ainda referido como “sociobiologia” pelos filósofos da ciência (GRIFFITHS, 2008; STERELNY; GRIFFITHS, 1999). “Sociobiologia” é muitas vezes usado assim como um termo contrastante à “psicologia evolutiva”, outro projeto da ciência social evolutiva atual inspirado pelos primeiros sociobiólogos, e também bastante desenvolvido a partir do modo como a sociobiologia inicial fora

⁸¹ N.T.: Just so stories em inglês. O termo faz referência ao livro infantil Just So Stories (1902) de Rudyard Kipling. As estorinhas do livro procuram explicar as características dos animais, como as corcovas do camelo e as pintas do leopardo, através de estranhas modificações feitas por seres humanos ou por poderes mágicos.

concebida; veja o verbete sobre **psicologia evolutiva**. Outros nomes para ECH são “antropologia evolutiva” (SMITH, 2000) ou “antropologia ecológica darwinista” (VAYDA, 1995), dado grande parte de seus praticantes ter uma formação em antropologia, ou estar alocada em departamentos de antropologia e usar o campo da antropologia como principal meio de testagem de suas hipóteses sobre o comportamento humano. Os nomes diferentes tendem a ser usados quando os pesquisadores envolvidos enfatizam as conexões de seu campo com a antropologia ou com a ecologia comportamental não-humana. A ECH tem muito em comum com a ecologia comportamental não-humana descrita acima. Em particular, compartilha a ênfase no comportamento ao invés dos mecanismos psicológicos descrito na psicologia evolutiva. Ao contrário da ecologia comportamental não-humana, ela continua a usar o estratagema fenotípico de Grafen (1984), no qual seus praticantes geralmente não tentam descobrir ou descrever as fontes genéticas ou outras empregadas no desenvolvimento do comportamento no qual estão interessados; e também não tentam descobrir a psicologia subjacente. Há, porém, algumas diferenças de ênfase quanto às questões sobre o comportamento humano tratadas pelos ecólogos do comportamento humano (ECHs) que são às vezes diferentes daquelas tratadas pelos ecólogos do comportamento não-humano.

O propósito central da abordagem ECH é usar a suposição de que as estratégias comportamentais humanas são adaptações como heurística para identificar as causas ecológicas locais atuais da variação no comportamento humano. Um bom exemplo padrão do raciocínio ECH é o trabalho de Hillard Kaplan e Kim Hill (1992) sobre a estratégia da escolha de presas entre os forrageadores Aché do Paraguai. A ideia é que a estratégia de escolha da presa é uma manifestação local de uma adaptação comportamental humana mais ampla de escolha de presas: ao fazer essa suposição, Kaplan e Hill usam o comportamento de escolha de presas dos Aché como um modo tanto de determinar quais são as condições que levam a evolução da estratégia de escolha de presa mais ampla, quanto o responsável causal pelos Aché escolherem a presa que escolhem em seu ambiente local.

Assim como na ecologia comportamental não-humana, as estratégias comportamentais na ECH são geralmente descritas como disposições comportamentais complexas. As disposições comportamentais envolvem respostas comportamentais a estímulos locais; as estratégias comportamentais envolvem então a produção de um conjunto de respostas diferentes a um conjunto de estímulos diferentes (poderíamos chamar esse conjunto de estímulos de *condições de resposta* da estratégia). De acordo com Kaplan e Hill, a estratégia de escolha de presas dos

Aché envolve escolher uma variedade de diferentes presas potenciais no ambiente; se um item de predação vai ser ou não escolhido é algo que depende de várias circunstâncias que agem como condições de resposta: por exemplo, a presença de uma presa com certas características específicas, como o retorno calórico da presa dado o tempo necessário para processá-la (conhecido como retornabilidade [*profitability*]); a taxa na qual a presa é encontrada no ambiente; se a presa é encontrada ou não; e o tempo de busca disponível em uma saída para o forrageamento. A ECH geralmente descreve as estratégias comportamentais em termos de uma regra de decisão ou “epigenética”, que é geralmente dada como uma função matemática que mapeia os valores para as condições de resposta nos valores apropriados para os parâmetros do output comportamental. O trabalho de Kaplan e Hill também oferece tal regra epigenética (*vide* KAPLAN; HILL, 1992, p. 170), que descreve as relações entre tempo de busca, retornabilidade e assim por diante, para decidir qual presa será escolhida quando encontrado pelos Aché.

Presume-se também que a estratégia de escolha de presas como um todo (ou seja, não o conjunto apropriado de escolhas de presas dos Aché em específico, mas a estratégia humana geral de escolha de presas da qual elas são uma manifestação), por propósitos heurísticos, seja uma adaptação a condições no passado que levaram tal estratégia a ser selecionada; essas são as **condições de seleção** para a estratégia. Supondo que seja razoável considerar as estratégias comportamentais como adaptações (veja a discussão na seção 4), as condições de seleção de determinada estratégia comportamental geralmente incluirão as condições de resposta (presumivelmente porque ela leva em conta a produção do comportamento manifesto a fim de que a seleção aja sobre a estratégia comportamental) e talvez as características do contexto mais amplo que a tornaram altamente adaptativa para responder desse modo a tais condições de resposta. Em outras palavras, no caso da escolha de presas, a retornabilidade, as densidades de presas e a disponibilidade de tempo de busca presumivelmente estariam entre as condições de seleção de uma estratégia de escolha de presas (presumindo que seja uma adaptação). Mas isso aumentaria os detalhes sobre o ambiente, não explicitamente inclusos nesses modelos, como, por exemplo, os limites da capacidade humana que determinam quais presas estão acessíveis no entorno, e assim por diante. Os ECHs estão interessados, portanto, em identificar as condições de seleção das estratégias comportamentais humanas em geral.

Os ECHs, porém, são antropólogos, e por isso querem também descrever as causas locais dos vários comportamentos manifestos nos quais os seres humanos

se empenham; isso pode ser feito através da identificação das manifestações locais das condições de resposta das estratégias usadas por aqueles humanos. Identificar as condições de resposta é uma questão de identificar a descrição funcional correta dessas estratégias (KITCHER, 1987). Mas como tais estratégias poderiam ser descritas? Vale a pena apontar que isso é algo difícil de fazer: aquilo que os ECHs observam são os conjuntos de comportamentos manifestos em um contexto de uma variedade de condições ecológicas em que algumas delas poderiam ser as condições de resposta. Está longe de ser óbvio exatamente o porquê desses comportamentos ocorrerem e quais condições locais são os estímulos dos quais o comportamento é uma resposta. Talvez não seja sequer óbvio quais comportamentos são manifestações da mesma estratégia. No caso dos Aché, aquilo que Kaplan e Hill observaram não foi uma estratégia de escolha de presas completa, mas uma variedade de ocasiões nas quais os indivíduos ou grupos de pessoas Aché capturaram ou não alguma presa que encontraram durante o forrageamento dentre muitos outros tipos de comportamentos de forrageamento e outros. A questão diz respeito a quais comportamentos nessas ocasiões, se algum, manifestaram uma estratégia de escolha de presa única, e como esses comportamentos manifestos se relacionam uns com os outros e com as condições ambientais nas quais eles ocorrem.

Esta parece ser a ideia: se as estratégias comportamentais humanas são adaptações, então espera-se que as relações entre as respostas comportamentais e as condições ecológicas locais que se assemelham àquelas do passado evolutivo humano sejam localmente ótimas *ceteribus paribus*; isso significa que as condições de resposta da estratégia serão (supostamente) aquelas (junto de condições de seleção plausíveis adicionais) que fizeram do comportamento um comportamento **maximizador de aptidão** no ambiente no qual ele evoluiu e em qualquer ambiente que seja similar de maneira relevante (IRONS, 1998). Os ECHs, assim como os ecólogos comportamentais que estudam animais não-humanos, tendem a usar modelos de otimalidade para determinar qual estratégia maximizaria maximamente a aptidão (caso localmente) nas condições sob as quais ela evolui. Assim como na ecologia comportamental não-humana, o modelo identificará uma estratégia, incluindo as condições de resposta e suas várias respostas comportamentais manifestas, que maximizariam a aptidão sob um conjunto de certas condições de seleção no passado evolutivo. Essas condições de seleção podem estar explícitas ou implícitas no modelo ou nas suposições do modelo.

Isso levanta a questão de como escolher o modelo correto. Em casos em que a estrutura do problema poderia ser única a um caso humano e em que se

espera que o ambiente atual esteja numa situação diferente daquela que estava quando a estratégia originalmente evoluiu, a escolha do modelo ECH será com frequência única e pelo menos algumas das condições de seleções propostas identificadas recorrendo-se a informação sobre o registro fóssil. Um bom exemplo é a história da vida humana, em que a situação humana é relativamente única: por exemplo, comparado a outros primatas, os humanos têm vidas e infâncias incomumente longas e uma vida longa após a menopausa. Como consequência, os ecólogos do comportamento humano têm de recorrer ao registro fóssil em detalhe a fim de determinar quais tipos de transições evolutivas poderiam estar envolvidas (HAWKES, 2003; KAPLAN *et al.*, 2010). Quando se espera que a estrutura do problema adaptativo enfrentado pelos humanos e as condições que agem sobre seu comportamento espelhem essas mesmas características em animais não-humanos e sejam bastante similares naqueles humanos encontrados no passado evolutivo, escolhe-se geralmente um modelo padrão da ecologia comportamental não-humana; as condições de seleção propostas podem se basear nas condições atuais observadas em sociedades forrageadoras. No caso dos Aché é exatamente isso o que acontece: os modelos de escolha de presas usado por Kaplan e Hill são aqueles usados para entender tipos similares de estratégias em animais não-humanos. Isso porque Kaplan e Hill esperam que as condições relevantes agindo sobre a escolha de presas feita por humanos espelhem muito proximamente as condições que agem sobre os animais não-humanos. A questão central para as estratégias de escolha de presas diz respeito a se, quando encontrada uma presa durante o forrageamento, deve-se capturá-la, coletá-la ou se o seu retorno calórico dado o tempo investido seria maximizado no caso de ignorá-la e continuar buscando por algo com maior retorno. Em casos em que outras comidas em potencial têm um retorno muito mais alto ou taxas de encontro suficientemente altas, isso pode ser o caso. A estratégia é então uma questão de se construir uma “dieta” – aquelas presas que são capturadas quando encontradas. Isso é feito através do ordenamento das presas em função de sua retornabilidade. Assim, a presa de maior retorno deveria ser acionada à dieta. O próximo passo é calcular a taxa média de retorno do forrageamento (em calorias por hora) obtida na busca pela presa de maior retorno dado sua retornabilidade, a frequência com que ela é encontrada e o custo calórico da própria busca. Se a taxa de retorno do forrageamento (em calorias por hora) dessa presa for menor que a retornabilidade (em calorias por hora) da segunda presa com maior retornabilidade, então a segunda presa deveria ser adicionada à dieta; a nova taxa média de retorno do forrageamento com a primeira e a segunda presas de maior retornabilidade

deveria então ser calculada. Em seguida, essa nova taxa média de retorno do forrageamento deveria ser comparada com a retornabilidade da terceira presa de maior retornabilidade – e assim sucessivamente até que todas as potenciais presas restantes tenham retornabilidades menores do que a taxa de retorno média do forrageamento com todas as presas atualmente na dieta. A ideia é que um forrageador maximize o retorno calórico por hora capturando apenas aqueles itens que estão na dieta e ignore tudo o mais.

Por fim, os ECHs procurarão testar seu modelo de otimalidade. A descrição dessa estratégia escolhida pelo modelo geralmente incluirá descrições de respostas comportamentais potenciais a condições (ou valores para parâmetros dessas respostas) que vão além daquilo que já fora observado; isso significa que o modelo prevê que essas respostas deveriam também ocorrer caso a descrição da estratégia esteja correta. Por exemplo, no caso da escolha de presas tratado por Kaplan e Hill, o modelo prevê padrões de escolha dos Aché que os observadores ainda não observaram, como, por exemplo, qual presa os Aché capturariam e não capturariam ao encontrarem e em quais circunstâncias. O modelo pode ser testado, portanto, procurando-se por uma situação na qual as condições de resposta da estratégia são obtidas e observando-se se o comportamento em resposta a essas condições corresponde ao que o modelo sugere. É por isso em parte que tais regras são testadas em sociedades forrageadoras – pois muitas dessas estratégias têm condições de resposta que refletem as condições que presumivelmente estavam presentes no passado evolutivo humano e que podem ser obtidas em sociedade forrageadoras mas não nas sociedades modernas. Por exemplo, é óbvio no caso de Kaplan e Hill, que poucas sociedades agrícolas modernas (se é que alguma), ainda que em menor escala, apresentem um comportamento rotineiro de forrageamento como fonte primária de nutrição; conseqüentemente, não oferecem a oportunidade aos indivíduos de escolherem as presas do tipo correto. A outra razão para fazer tais testes em sociedades forrageadoras é porque os ECHs querem entender as causas locais do comportamento manifesto nessas sociedades em particular.

Se a estratégia for como descrito, os ECHs tomam o modelo por confirmado, e, por conseguinte, também a descrição do traço usada pelos ECHs. Por conseguinte (uma vez que são dados pela descrição do traço), também serão confirmados a natureza das causas **locais** do comportamento manifestado **local** que os ecólogos comportamentais estão interessados em explicar (no caso de Kaplan e Hill, as causas do comportamento de escolha de presas dos Aché); e também a explicação proposta para a origem da estratégia comportamental em termos das condições de

seleção passadas usada no modelo (no caso de Kaplan e Hill, a explicação **adaptacionista** da escolha de presas em termos de retornabilidade, distribuição de presas e assim por diante).

As diferenças entre as estratégias comportamentais previstas e descritas requerem que os cientistas construam novos modelos, ou sugere que se adicione condições adicionais ou restrições aos modelos originais; tem de haver evidência independente de que essas condições ou restrições ocorrem. As observações de Kaplan e Hill se afastam daquilo que seu modelo previra: os Ache tomam diversas decisões de escolha de presas que não são obviamente maximizadoras de aptidão. Em particular, os homens frequentemente parecem ignorar muitas fontes de alimento ricas em calorias em plantas e às vezes em animais menores, e as mulheres não caçam presas maiores. A questão é então a seguinte: os ECHs frequentemente sugerem mudanças no modelo que pudessem dar conta dessas falhas de previsão; eles geralmente oferecem alguma evidência independente a favor de suas sugestões. Por exemplo, uma das explicações propostas por Hawkes de o porquê o comportamento de caça masculino amiúde não satisfaz as expectativas quanto à escolha de presas (falhas similares são encontradas em muitas outras sociedades além da Aché) é que os homens perseguem grande presas por outras razões que não a mera coleta de calorias – também estão interessados em exibir-se a fim de obter outras recompensas de aptidão, como, por exemplo, mais parceiros sexuais ou melhores alianças com outros homens. Hawkes conseguiu mostrar que as decisões de escolha de presas dos homens eram consistentes com essa perspectiva (HAWKES, 1991).

4 Críticas centrais à sociobiologia e à ecologia comportamental

Há várias críticas filosóficas à ecologia comportamental e seu métodos. Esta seção tratará de algumas delas.

4.1 Adaptacionismo

A mais importante de todas as críticas à “sociologia pop” seja talvez a de que ela é excessivamente adaptacionista; críticas similares são dirigidas aos descendentes modernos da sociobiologia, como a ecologia comportamental. Os ecólogos comportamentais, incluindo os ECH, são de fato adaptacionistas

metodológicos (GODFREY SMITH, 2001) pois fazem a suposição de que a seleção natural está a otimizar o caractere estudado como heurística a fim de estabelecer outras coisas sobre esse caractere; nesse sentido, nenhum comprometimento forte com o poder da seleção natural é necessariamente exigido (como discutido anteriormente). Isso levou muitos ecólogos comportamentais a considerar as críticas de Gould e Lewontin (1979) como apenas uma nota de precaução e não como uma crítica que lhes tenha sido direcionada – veja, por exemplo, a objeção de Gould e Lewontin de que hipóteses adaptacionistas não são testáveis, que poderia ser facilmente rebatida pelos ecólogos comportamentais (MAYR, 1983). Parker e Maynard Smith (1990), de modo similar, responderam à objeção de Gould e Lewontin de que os adaptacionistas não conseguem explicar adequadamente restrições filogenéticas e desenvolvimentais; Parker e Maynard Smith argumentaram que conseguiam – mesmo quando restrições e *tradeoffs* desenvolvimentais não estão explicitamente representadas nos modelos de otimalidade, eles estão geralmente embutidas no conjunto estratégia ou de alguma outra forma implícitos em tais modelos. É razoável apontar, porém, que o artigo de Parker e Maynard Smith não responde completamente à objeção de Gould e Lewontin: esses últimos reconheceram que os modelos adaptacionistas recorrem a restrições; o que os preocupava era essas restrições serem introduzidas *ad hoc* apenas para tapar os buracos dos modelos e não estarem sujeitos a qualquer teste externo.

Outra objeção de Gould e Lewontin aos métodos adaptacionistas que tem sido direcionada à ecologia comportamental é a de que tais métodos não permitem aos cientistas considerar explicações não-adaptacionistas para os caracteres em estudo, como, por exemplo, se tais caracteres foram fixados através de deriva ou se são apenas efeitos colaterais de outros caracteres (ou seja, se são “enjuntas”). Em princípio, os métodos adaptacionistas, usados de maneira correta, podem ajudar a identificar casos em que um caractere é uma não-adaptação: por exemplo, é possível identificar a deriva através da comparação da distribuição esperada dos caracteres sob seleção e sob deriva com as distribuições da população real (SOBER, 2005); a questão é se os tipos de métodos usados na ecologia comportamental são os mais eficientes na detecção de tais casos (LEWENS, 2009). Alguns filósofos têm argumentado que o adaptacionismo metodológico é mais pernicioso na prática do que parece à primeira vista, pois os cientistas sociais evolucionários reais não são bons em abandonar hipóteses adaptacionistas acerca de algum caractere mesmo quando há fortes razões para fazê-lo (veja, por exemplo, Lloyd (2005), especialmente capítulo 8). Para mais discussão veja o verbete sobre adaptacionismo.

4.2 A herdabilidade de caracteres comportamentais

Embora a acusação de determinismo genético aos sociobiólogos “pop” seja provavelmente injusta, há uma objeção correlata que pode ser apresentada tanto à sociobiologia pop quanto às formas posteriores de ecologia do comportamento humano e não-humano, ou seja, a de que para que um caractere seja uma adaptação ele tem de ser **herdável** embora muitos comportamentos humanos não o sejam. Dizer que um caractere é herdável no sentido mais simples é apenas dizer que se o progenitor tiver o caractere, então esse caractere tende também a aparecer na prole (ou seja, dizer o caractere é herdável é simplesmente dizer que o caractere é **herdado de maneira confiável**). A definição de herdabilidade mais exigente, na genética de populações, é: um caractere herdável T é um caractere cuja variação pode ser explicada primariamente pela variação dos genes ao invés da variação no ambiente (veja, também, o verbete sobre **herdabilidade**). Nesse sentido, a herdabilidade é um pré-requisito para a seleção natural, pois, para que a seleção natural espalhe um variante T numa população, quando T aumenta a quantidade média de descendentes que a possuem, os descendentes têm de ter T confiavelmente (para que T se espalhe sobre as demais variantes). O problema, todavia, é que muitos traços comportamentais parecem não ser herdáveis nesse sentido: eles tendem a variar sobremaneira entre culturas e ambientes, e mesmo dentro deles; ao passo que a variação genética é demasiadamente baixa para dar conta de tais diferenças (BULLER, 2005; COSMIDES; TOOBY, 1987).

Os ECHs, não obstante, podem contornar esse problema apontando que padrões locais de comportamento são manifestações de estratégias mais gerais; diferenças no ambiente causam as manifestações dos diferentes elementos dessas disposições comportamentais complexas que os humanos possuem. Por exemplo, os padrões de forrageamento dos Aché na floresta tropical do Paraguai (HILL; HURTADO, 1996) e dos Inuite no ártico (SMITH, 1991) são bastante diferentes, e as diferenças genéticas entre esses grupos são insuficientes para explicá-las. No entanto, ambas podem ser apenas manifestações locais de uma estratégia (ou estratégias) de forrageamento mais geral e mais ampla que os humanos possuem e que poderiam ser herdáveis e constituir uma datação. Uma estratégia comportamental é, afinal de contas, apenas uma disposição comportamental complexa que envolve variadas respostas específicas a um conjunto de deixas ambientais, muitas das quais são possíveis graças à posse de um mecanismo psicológico apropriado ou mecanismos subjacentes ao conjunto de disposições. A herdabilidade de uma

estratégia comportamental, em cada caso, depende apenas de haver um mecanismo ou mecanismos psicológicos que produzam confiavelmente a estratégia e que sejam em si herdáveis. Se há tais mecanismos herdáveis para estratégias comportamentais pelos quais os ECHs se interessam é questão de grande controvérsia.

Além disso, alguns filósofos têm argumentado que é possível que os caracteres sejam adaptações no sentido padrão mesmo quando não são herdáveis de acordo com a definição da genética de populações.⁸² A despeito da afirmação acima de que a herdabilidade no sentido da genética de populações seja uma condição necessária para a ação da seleção natural, tecnicamente tudo o que é exigido para que a seleção natural ocorra sobre um caractere T é que T seja herdável num sentido mais fraco, isto é, que seja firmemente transmitido de tal modo que o caractere variante num progenitor tenda aparecer na prole. A razão pela qual se acredita que a herdabilidade no sentido da genética de populações seja também necessária para a seleção natural é que os genes são vistos como a única fonte desenvolvimental transmitida à prole, de modo que somente se a variação nos caracteres seguisse a variação nos genes é que tais caracteres estariam sujeitos à seleção natural pelas razões descritas acima. Recentemente, porém, vários filósofos e cientistas têm argumentado (ODLING-SMEE *et al.*, 2003; STERELNY, 2003, 2007, 2012) que a seleção natural pode agir sobre caracteres ainda que os caracteres variem em grande parte como o ambiente e não como os genes **na medida em que os ambientes possam ser transmitidos para as linhagens**; a sugestão de Sterelny é que isso poderia acontecer através de uma construção de nicho robusta. Isso tem uma interessante consequência: se traços comportamentais transmitidos de maneira altamente confiável estivessem sujeitos à seleção, os métodos e modelos evolutivos padrão usados na ecologia comportamental poderiam ser usados para entender a evolução de tais caracteres.

Esse não é o fim do problema, porém. Alguns filósofos têm argumentado que nem todos os caracteres que são transmitidos ou aprendidos culturalmente podem ser entendidos adequadamente através de métodos adaptacionistas, pois muitos desses caracteres não são herdáveis sequer no sentido fraco e, por isso, não podem ser adaptações (DRISCOLL, 2009; DRISCOLL; STICH, 2008; KITCHER,

⁸² A referência mais antiga a essa possibilidade encontrada pelo autor é Barash (1977, p. 281-282); em outras palavras, foi reconhecida por um dos primeiros sociobiólogos pop.

1990). Pior tais caracteres poderiam parecer altamente adaptativos nos modelos evolutivos. Por exemplo, caracteres que estão sujeitos a processos de aprendizagem altamente adaptativos ou processos de transmissão social adaptativos em populações (HENRICH; BOYD, 1998; HEINRICH; GIL-WHITE, 2001) não são adaptações, pois não são moldados pela seleção natural.⁸³ Isso porque em muitos desses casos as características do ambiente que fazem o caractere parecer adaptativo podem não ter figurado de fato como condições de seleção na história causal do caractere (ou talvez mesmo como causas). Em tais casos, os métodos evolutivos populares na sociobiologia e nas ciências sociais evolutivas atuais (como os modelos de otimalidade) farão os caracteres parecer uma adaptação àquelas condições quando na verdade não são. Para uma discussão mais detalhada da teoria da herança dual, da coevolução do gene e cultura e da teoria correlata veja o verbete sobre evolução cultural.⁸⁴

4.3 Foco comportamental vs. foco psicológico

Outro problema para a ecologia comportamental e para a sociobiologia é a sua ênfase na tentativa de entender a base biológica do **comportamento** como tal. O foco comportamental fazia sentido aos ecólogos comportamentais influenciados pela etologia de Lorenz e Tinbergen, mas desde que os psicólogos passaram a se interessar pela aplicação do pensamento evolutivo a seu trabalho, os efeitos da revolução cognitivista na psicologia começou a impactar alguns dos pensadores “sociobiológicos” que acabaram por transformar a sociobiologia na psicologia evolutiva (COSMIDES; TOOBY, 1987; TOOBY; COSMIDES, 1990). O resultado da

⁸³ Há, é claro, um sentido mais fraco no qual os caracteres culturais poderiam ser considerados adaptações, um sentido em que foram espalhados por um processo que espalha caracteres que auxiliam seus detentores (os seres humanos) à custa dos caracteres que não auxiliam. Poderiam também ser considerados “adaptações de segunda ordem”, no sentido de que os mecanismos de aprendizagem seletivos que ajudaram na transmissão de caracteres culturais úteis pudessem eles próprios serem adaptações com o propósito de espalhar e adquirir caracteres culturais adaptativos para seus detentores. Traços culturais assim transmitidos, porém, não podem ser estudados através de modelos evolutivos padrão: modelos evolutivos de cultura específicos são necessários.

⁸⁴ N.T.: Publicado neste volume.

revolução cognitivista na psicologia foi o de que muitos psicólogos passaram a considerar que o alvo apropriado de explicação na psicologia fossem estados ou mecanismos psicológicos e não disposições comportamentais (como no behaviorismo skinneriano) (CHOMSKY, 1959). Na ciência cognitiva, a partir de meados do século XX, os estados e mecanismos psicológicos passaram a ser amplamente entendidos em termos computacionais e materialistas, isto é, de que a mente é o cérebro e que os estados e mecanismos cerebrais são essencialmente estados computacionais e computadores, respectivamente (embora seja praticamente certo não serem computadores seriais). Descrições psicológicas, então, são apenas descrições desses sistemas cerebrais em termos computacionais ou de processamento de informação; elas geralmente recorrem a representações, regras de decisão e algoritmos processados pelos sistemas cerebrais. A guinada na metodologia e na teoria representada por essa mudança de abordagem foi extremamente importante. Embora pareça também ter tornado os psicólogos cognitivos interessados na evolução avessos à ideia de que as disposições comportamentais sejam os alvos apropriados de explicação evolutiva, assim como eram avessos em pensar nelas como os alvos apropriados da explicação psicológica (COSMIDES; TOOBY, 1987). Essa questão parece nunca ter se colocado aos ecólogos do comportamento humano; na verdade, não apenas o comportamento é tratado como o único alvo apropriado para explicação evolutiva, mas a psicologia é explicitamente ignorada em detrimento do comportamento por razões metodológicas – o foco no comportamento é parte do “estratagema fenotípico” (GRAFEN, 1984) que, como descrito acima, simplifica a modelagem evolutiva e os processos pelos quais se deriva as explicações a partir da ecologia comportamental.

A importância da questão para os psicólogos evolutivos acabou gerando uma troca de argumentos entre os ecólogos do comportamento humano e os psicólogos evolutivos acerca de suas preferências pelo comportamento em detrimento da psicologia e vice-versa. Dois principais argumentos têm sido apresentados a favor de que se considere o comportamento como o alvo apropriado de explicação. O primeiro é puramente prático: o comportamento é de certo modo diretamente observável ao passo que os mecanismos psicológicos não, de modo que a natureza de apenas poucos mecanismos psicológicos foi incontrovertidamente demonstrada, um dos poucos exemplos é o dos mecanismos de aprendizado da linguagem (ALEXANDER, 1990). O segundo é que apenas o comportamento pode ser uma adaptação, pois apenas o comportamento é onexo causal efetivo entre o organismo e seu ambiente (ALEXANDER, 1990). A mesma ideia aparece em SKINNER, 1984).

O problema central com esses argumentos é que, embora eles valham para o comportamento manifesto, não valem para disposições e estratégias comportamentais (disposições comportamentais complexas) que são os verdadeiros alvos de explicação na ecologia comportamental – ou pelo menos tão verdadeiros quanto os mecanismos psicológicos. As disposições comportamentais não interagem causalmente com o ambiente exceto na medida em que levam a uma manifestação efetiva de comportamento manifesto, e é por isso que tentar distinguir entre estratégias diferentes com disposições comportamentais componentes que se sobrepõem é também difícil.

Os argumentos a favor de que apenas os mecanismos psicológicos deveriam ser considerados com adaptações dependem da ideia de que o comportamento é de fato uma manifestação da psicologia subjacente. O comportamento não é uma adaptação mas sim um efeito de uma adaptação. Cosmides e Tooby (1987) também argumentam que generalizações evolutivas interessantes emergem no nível da psicologia, não do comportamento. Novamente, porém, esse argumento depende de que se entenda “comportamento” como “comportamento manifesto”, porções individuais de atividade física que não necessariamente são reproduzidos ao longo do tempo e que não ocorrem nas generalizações da ciência social evolutiva, em contraste com “comportamento” como “estratégias comportamentais complexas”, que parecem potencialmente transmissíveis (através dos mecanismos psicológicos que as suportam). É também notável que tais estratégias são o assunto de uma significativa bibliografia evolucionária – como, por exemplo, a teoria dos jogos evolutiva, da qual os próprios Cosmides e Tooby dependem; o argumento a favor do módulo para a “detecção de trapaceiros” (COSMIDES, 1989; COSMIDES; TOOBY, 1992) deriva do trabalho de Axelrod e Hamilton (1981) e Trivers (1971) que demonstra que a estratégia **olho por olho**⁸⁵, que requer que seus jogadores sejam capazes de detectar trapaceiros em interações reciprocamente altruístas, é uma estratégia evolutiva estável.⁸⁶

⁸⁵ N.T.: **Olho por olho** [*tit for tat*] é uma estratégia para jogos de dilema do prisioneiro iterado em que o sujeito coopera na primeira rodada e, nas seguintes, adota a estratégia que o outro jogador adotou na rodada anterior.

⁸⁶ Decerto que a questão sobre **olho por olho** ser uma ESS é mais complicada do que isso; por exemplo, uma população pode ser facilmente invadida por jogadores **olho por olho**, e, em seguida, ser invadida novamente por desertores. Mas isso é assunto para outro artigo.

Mais recentemente os filósofos têm apresentado alguns argumentos a favor de um lado ou outro desse debate. Buller (2005, p. 50-52), por exemplo, argumenta que os comportamentos não podem ser adaptações dado não serem herdáveis, ao passo que os mecanismos psicológicos são. A discussão de Buller, porém, não faz a distinção entre comportamentos manifestos e estratégias comportamentais descrita acima. Buller argumenta que os comportamentos poderiam desaparecer da população durante gerações caso as condições de resposta necessárias nunca surgissem, mas que ainda assim poderiam emergir novamente caso os estímulos reaparecessem, o que sugere que tais comportamentos não são herdados, mas sim os mecanismos psicológicos subjacentes. No que se refere ao comportamento manifesto ele está correto; as disposições ou estratégias comportamentais também poderiam continuar presentes e serem herdadas na falta das condições de resposta. Além disso, a descrição que Buller faz de um “mecanismo psicológico” nesse contexto soa muito mais como uma disposição comportamental (2005, p. 52-53).

Outro argumento na bibliografia filosófica a favor da ideia de que comportamentos não são os alvos apropriados das explicações por seleção natural é o de que os comportamentos não são **quase-independentes** (LEWONTIN, 1978) no sentido de precisarem evoluir por seleção por si próprios (STERELNY, 1992; STERELNY; FITNESS, 2003; STERELNY; GRIFFITHS, 1999). Isso porque muitas estratégias comportamentais dependerão de mecanismos multipropositais que não mudam durante a evolução sem que essas mudanças se ramifiquem a outras estratégias produzidas por esses mecanismos. Driscoll (2004), no entanto, argumenta que esse não é necessariamente o caso; mecanismos multipropositais, a fim de que sejam capazes de produzir mais do que uma estratégia, teriam de ter algoritmos de ramificação; a variação necessária em qualquer desses mecanismos para gerar variação em alguma estratégia tem de ocorrer apenas em um ramo relevante da estratégia em questão e não precisa ter qualquer efeito sobre os outros ramos. Se a explicação evolutiva é apropriadamente direcionada no nível comportamental ou no psicológico dependerá do caso.

5 Conclusão

A sociobiologia, a despeito de sua complicada história, ainda desperta interesse por parte dos filósofos e tem algum impacto em certos debates filosóficos

importantes. Uma questão importante diz respeito a se os seres humanos deveriam ser entendidos como tendo uma **natureza**, um conjunto de traços que, de acordo com Wilson, são herdáveis e foram fixados numa população por seleção natural (WILSON, 1978). Consequentemente, essa “natureza” pode ser descoberta e entendida através dos métodos adaptacionistas padrão usados na biologia. Além do mais, Wilson sugere que algumas das características que compõem a natureza humana são especificamente **comportamentais**.

Independentemente do interesse fundamental suscitado pela questão de saber se há uma natureza humana, ela é também importante porque poderia ter implicações morais e sociais sérias: que tipo de sociedade poderíamos ter e, de fato, que tipo de sociedade deveríamos ter é algo que poderia depender do modo como é a natureza humana (WILSON, 1978). Foi essa a preocupação que iniciou a “guerra da sociobiologia” já logo do início da publicação de *Sociobiology*. O Grupo de Estudos de Sociobiologia desconfiava que Wilson estivesse defendendo que muitas características problemáticas e danosas das sociedades atuais, tais como construções opressivas de gêneros, relações raciais negativas e agressões interpessoais fossem imutáveis (*Sociobiology Study Group of Science for the People*, 1976). Os filósofos da biologia têm resistido fortemente à ideia de que os humanos tenham uma “natureza” no sentido tradicional de uma essência fixa (HULL, 1986; LEWENS, 2012; LLOYD; CROWLEY, 2002), embora haja também um debate sobre se poderíamos dizer que os seres humanos têm uma natureza no sentido de um conjunto de traços moldados pela evolução assim como Wilson sugere (*vide* MACHERY, 2008, 2012); para uma crítica, veja Powell (2012). Os filósofos nessa área atentam-se para as noções de natureza humana que leva em conta a flexibilidade do desenvolvimento humano e da capacidade dos seres humanos de construir seu próprio desenvolvimento e, por conseguinte, sua própria “natureza” (GRIFFITHS, 2009; RAMSEY, 2012; STOTZ, 2012).

Outra esperança por parte dos filósofos é a de que a compreensão da evolução da cognição possa nos dar algum *insight* sobre a natureza de certos traços psicológicos humanos de particular interesse filosófico. Um desses traços é a nossa psicologia moral. A psicologia moral é interessante àqueles filósofos que sustentam perspectivas naturalistas da ética, pois eles acreditam que valores morais dependem em parte de características dessa psicologia; entender essa psicologia e como ela evoluiu nos daria um *insight* sobre quais são os valores morais corretos. Entender as origens da psicologia moral humana poderia ajudar a responder certas questões metaéticas (STREET, 2006). Como esperava Wilson, os cientistas que trabalham

nas disciplinas herdeiras da sociobiologia têm contribuído para a nossa compreensão do modo como as normas, incluindo as normais morais, poderiam ter se estabelecido na evolução humana (*vide* HENRICH; BOYD, 2001; SRIPADA, 2005). Os filósofos ainda discordam, todavia, sobre como a evolução da psicologia moral, especialmente em relação à aquisição de normais, deveria ser entendida (DWYER, 2006; SRIPADA; STICH, 2006; STERELNY, 2010).

Outros debates em torno da sociobiologia ainda estão por vir. Por exemplo, embora o adaptacionismo metodológico tenha se tornado (e continua sendo) a abordagem padrão na ecologia comportamental, nem todos os filósofos estão convictos que ela seja uma prática inteiramente benigna – ainda há preocupações sobre quais suposições essa metodologia requer (*vide* LEWENS, 2009; LLOYD, 2005). Similarmente, tem havido um aumento de interesse no papel da cultura na natureza e história do comportamento humano; o estudo da evolução da cultura tem aumentado desde que Lumsden e Wilson (1981) publicaram seu livro. Filósofos e cientistas ainda tratam de questões sobre como e o quanto traços culturais supostamente evoluem, se traços que evoluíram desse modo podem ser considerados adaptações em algum sentido (DRISCOLL, 2011; FRACCHIA; LEWONTIN, 1999; HENRICH *et al.*, 2008; SPERBER, 2006; STERELNY, 2006).

Referência bibliográfica

- ALEXANDER, R. D., 1990, Epigenetic Rules and Darwinian Algorithms: The Adaptive Study of Learning and Development. *Ethology and Sociobiology*, 11: 241–303.
- ALLEN, E., B. BECKWITH, J. BECKWITH, S. CHOROVER, D. CULVER, M. DUNCAN, et al., 1975, Letter, 13 November, *New York Review of Books*, 22: 43–44.
- AXELROD, R. & W. D. HAMILTON, 1981, The Evolution of Cooperation. *Science*, 211: 1390–1396.
- BARASH, D. P., 1976, Male Response to Apparent Female Adultery in the Mountain Bluebird (*Sialia currucoides*): An Evolutionary Interpretation. *The American Naturalist*, 110(976): 1097–1101.
- BARASH, D. P., 1977, *Sociobiology and Behavior*, New York: Elsevier.
- BOLDUC, J. S., & F. CEZILLY, 2012, Optimality modelling in the real world. *Biology and Philosophy*, 27: 851–869.
- BOYD, R. & P. J. RICHERSON, 1985, *Culture and the Evolutionary Process*, Chicago: University of Chicago Press.

- BRANDON, R., 1990, *Adaptation and Environment*, Princeton: Princeton University Press.
- BULLER, D. J., 2005, *Adapting Minds*, Cambridge, MA: MIT press.
- CAPLAN, A. L. (ed.), 1979, *The Sociobiology Debate: Readings on The Ethical and Scientific Issues Surrounding Sociobiology*, New York: Harper Collins.
- CAVALLI-SFORZA, L. L. & M. W. FELDMAN, 1981, *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*, Princeton: Princeton University Press.
- CHOMSKY, N., 1959, Verbal Behavior. By B.F. Skinner. *Language*, 35(1): 26–58.
- COSMIDES, L., 1989, The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans' reason? Studies with the Wason selection task. *Cognition*, 31: 187–276.
- COSMIDES, L. & J. TOOBY, 1987, From Evolution to Behavior: Evolutionary Psychology as the Missing Link, in J. Dupre (ed.), *The Latest on the Best*, Cambridge, MA: MIT press, pp. 277–306.
- COSMIDES, L. & J. TOOBY, 1992, Cognitive adaptations for social exchange. In BARKOW, J. H., L. COSMIDES & J. TOOBY (eds.), *The Adapted Mind*, Oxford: Oxford University Press, pp. 163–228.
- DRISCOLL, C., 2004, Can behaviors be adaptations? , *Philosophy of Science*, 71: 16–35.
- DRISCOLL, C., 2009, On our best behavior: Optimality models in human behavioral ecology. *Studies in the History of the Biological and Biomedical Sciences*, 40: 133–141.
- DRISCOLL, C., 2011, Fatal Attraction? Why Sperber's attractors do not prevent cumulative cultural evolution. *British Journal for the Philosophy of Science*, 62: 301–322.
- DRISCOLL, C. & S. STICH, 2008, Vayda Blues: Explanation in Darwinian Ecological Anthropology. In Walters, B., B. McCay, P. West & S. Lees (eds.), *Against the Grain: The Vayda Tradition in Human Ecology and Ecological Anthropology* (pp. 175–191), Lanham, MD: AltaMira Press.
- DWYER, S., 2006, How Good is the Linguistic Analogy? In Carruthers, P., S. Laurence & S. Stich (eds.), *The Innate Mind: Vol 2: Culture and Cognition* (pp. 237–256), New York: Oxford University Press.
- FRACCHIA, J. & R. C. LEWONTIN, 1999, Does Culture Evolve? *History and Theory*, 38(4): 52–78.
- FRACCHIA, J. & R. C. LEWONTIN, 2005, The Price of Metaphor. *History and Theory*, 44: 14–29.
- GIRALDEAU, L. A., 1997, The Ecology of Information Use. In Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4th Edition

- ed. (pp. 42–68), Oxford: Blackwell Publishing.
- GODFREY SMITH, P., 2001, Three Kinds of Adaptationism. In Orzack, S. H. & E. Sober (eds.), *Adaptationism and Optimality* (pp. 335–357), Cambridge: Cambridge University Press.
- GOULD, S. J., 1977, *Ever Since Darwin*, New York: W. W. Norton and Co.
- GOULD, S. J., 1978, Sociobiology: The Art of Storytelling. *New Scientist*, 80: 530–533.
- GOULD, S. J. & R. LEWONTIN, 1979, The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 205: 581–598.
- GRAFEN, A., 1984, Natural selection, kin selection and group selection. In Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (pp. 62–84), Oxford: Blackwell scientific publications.
- GRIFFITHS, P. E., 2008, Ethology, Sociobiology and Evolutionary Psychology. In Sarkar, S. & A. Plutynski (eds.), *Blackwell's Companion to Philosophy of Biology*, Oxford: Blackwells.
- GRIFFITHS, P. E., 2009, Reconstructing Human Nature. *Arts: The Journal of the Sydney University Arts Association*, 31: 30–57.
- HAWKES, K., 1991, Showing Off: Tests of an Hypothesis About Men's Foraging Goals. *Ethology and Sociobiology*, 12: 29–54.
- HAWKES, K., 2003, Grandmothers and the Evolution of Human Longevity. *American Journal of Human Biology*, 15: 380–400.
- HENRICH, J. & R. BOYD, 1998, The Evolution of Conformist Transmission and the Emergence of Between-Group Differences. *Evolution and Human Behavior*, 19: 215–241.
- HENRICH, J. & R. BOYD, 2001, Why People Punish Defectors: Weak Conformist Transmission can Stabilize Costly Enforcement of Norms in Cooperative Dilemmas. *Journal of Theoretical Biology*, 208(1): 79–89.
- HENRICH, J., R. BOYD & P. J. RICHERSON, 2008, Five Misunderstandings about Cultural Evolution. *Human Nature*, 19: 119–137.
- HENRICH, J. & F. J. GIL-WHITE, 2001, The evolution of prestige: Freely conferred deference as a mechanism for enhancing the benefits of cultural transmission. *Evolution and Human Behavior*, 22: 165–196.
- HILL, K. & A. M. HURTADO, 1996, *Ache Life History*, New York: Aldine de Gruyter.
- HRDY, S. B., 1999, *Mother Nature: A history of mothers, infants and natural selection*, New York: Pantheon/Random House.

- HULL, D., 1986, On Human Nature. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 2: 3–13.
- IRONS, W., 1998, Adaptively Relevant Environments Versus the Environment of Evolutionary Adaptedness. *Evolutionary Anthropology*, 6: 194–204.
- KAPLAN, H. & K. HILL, 1992, The evolutionary ecology of food acquisition. In Smith, E. A. & B. Winterhalder (eds.), *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, New York: Aldine de Gruyter.
- KAPLAN, H., K. HILL, J. LANCASTER & A. M. HURTADO, 2000, A Theory of Human Life History Evolution: Diet, Intelligence, and Longevity. *Evolutionary Anthropology*, 9: 156–185.
- KITCHER, P., 1985, *Vaulting Ambition*, Cambridge MA: MIT press.
- KITCHER, P., 1987, Why not the best?, in J. Dupre (ed.), *The Latest on the Best*, Cambridge, MA: MIT press, pp. 77–102.
- KITCHER, P., 1990, Developmental decomposition and the future of human behavioral ecology. *Philosophy of Science*, 57: 96–117.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES, 1997, The Evolution of Behavioural Ecology. In KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (4th ed., pp. 3–12), Oxford: Blackwell Publishing.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (eds.), 1978, *Behavioral ecology: an evolutionary approach* (1st ed.), Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- LEWENS, T., 2009, Seven types of adaptationism. *Biology and Philosophy*, 24: 161–182.
- LEWENS, T., 2012, Human Nature: The Very Idea. *Philosophy & Technology*, 25(4): 459–474.
- LEWONTIN, R. C., 1978, Adaptation. *Scientific American*, 239(3): 212–230.
- LEWONTIN, R. C., 1981, Sleight of Hand. *The Sciences*, 21(6): 23–26.
- LLOYD, E. A., 2005, *The Case of the Female Orgasm: Bias in the Science of Evolution*, Cambridge: Harvard University Press.
- LLOYD E. A. & S. J. CROWLEY, 2003, Essentialism and Human Nature. *Encyclopedia of Life Sciences* (eLS) published online 28 MAY 2003. doi: 10.1038/npg.els.0003453
- LOTEM, A., H. NAKAMURA & A. ZAHAVI, 1995, Constraints on egg discrimination and cuckoo–host co-evolution. *Animal Behavior*, 48: 1185–1209.
- LUMSDEN, C. & E. O. WILSON, 1981, *Genes, Mind and Culture*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MACHERY, E., 2008, A Plea for Human Nature. *Philosophical Psychology*, 21(3): 321–329.

- MACHERY, E., 2012, Reconceptualizing Human Nature: Response to Lewens. *Philosophy & Technology*, 25: 475–478.
- MAYNARD SMITH, J., 1978, Optimization Theory in Evolution. *Annual Review of Ecological Systems*, 9: 31–56.
- MAYNARD SMITH, J., 1982, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge: Cambridge University Press.
- MAYNARD SMITH, J. & N. WARREN, 1982, Models of Cultural and Genetic Change. *Evolution*, 36(3): 620–627.
- MAYR, E., 1983, How to carry out the Adaptationist Program? , *American Naturalist*, 121(3): 324–334.
- ODLING-SMEE, J., K. N. LALAND & M. W. FELDMAN, 2003, *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- ORZACK, S. H. & E. SOBER, 1994, Optimality Models and the Test of Adaptationism. *American Naturalist*, 143(3): 361–380.
- PARKER, G. A. & J. MAYNARD SMITH, 1990, Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348: 27–33.
- POTOCHNIK, A., 2009, Optimality modeling in a suboptimal world. *Biology and Philosophy*, 24: 183–197.
- POWELL, R., 2012, Human Nature and Respect for the Evolutionarily Given: a Comment on Lewens. *Philosophy & Technology*, 25: 485–493.
- RAMSEY, G., 2013, Human Nature in a Post-essentialist World. *Philosophy of Science*, 80(5): 983–993.
- RICE, C., 2012, Optimality explanations: a plea for an alternative approach. *Biology and Philosophy*, 27: 685–703.
- ROFF, D. A., 1992, *The Evolution of Life Histories*, New York: Chapman & Hall.
- SEGERSTRALE, U., 2000, *Defenders of the truth: the sociobiology debate*, Oxford: Oxford University Press.
- SHUKER, D. M. & S. A. WEST, 2004, Information constraints and the precision of adaptation: Sex ratio manipulation in wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(28): 10363–10367.
- SKINNER, B. F., 1984, The Evolution of Behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 41(2): 217–221.
- SMITH, E. A., 1991, *Inujjamiut Foraging Strategies: Evolutionary Ecology of an Arctic Hunting Economy*, Hawthorne, NY: Aldine de Gruyter.
- SMITH, E. A., 2000, Three Styles in the Evolutionary Analysis of Human Behavior. In *Adaptation and Human Behavior: An Anthropological Perspective*, New

- York: Aldine de Gruyter, pp. 27–46.
- SMITH, E. A., M. BORGERHOFF MULDER & K. HILL, 2001, Controversies in the evolutionary social sciences: a guide for the perplexed. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(3): 128–135.
- SOBER, E., 2005, Is Drift a Serious Alternative to Natural Selection as an Explanation of Complex Adaptive Traits? *Royal Institute of Philosophy Supplements*, 80(56): 125–154.
- SOCIOBIOLOGY STUDY GROUP OF SCIENCE FOR THE PEOPLE, 1976, Sociobiology: Another Biological Determinism. *BioScience*, 26(3): 182; 184–186.
- SPERBER, D., 2006, Why a Deep Understanding of Cultural Evolution is Incompatible with Shallow Psychology. In Enfield, N. J. & S. Levinson (eds.), *Roots of Human Sociality*, Oxford: Berg, pp. 441–449.
- SRIPADA, C. S., 2005, Punishment and the strategic structure of moral systems. *Biology and Philosophy*, 20(4): 767–789.
- SRIPADA, C. S. & S. STICH, 2006, A Framework for the Psychology of Norms. In Carruthers, P., S. Laurence & S. Stich (eds.), *The Innate Mind: Vol. 2: Culture and Cognition* (pp. 280–301), New York: Oxford University Press.
- STERELNY, K., 1992, Evolutionary Explanations of Human Behavior. *Australasian Journal of Philosophy*, 70(2): 156–172.
- STERELNY, K., 2003, *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*, Oxford: Blackwell publishing.
- STERELNY, K., 2006, The Evolution and Evolvability of Culture. *Mind and Language*, 21(2): 137–165.
- STERELNY, K., 2007, Social intelligence, human intelligence and niche construction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 362: 719–730.
- STERELNY, K., 2010, Moral Nativism: A Sceptical Response. *Mind and Language*, 25(3): 279–297.
- STERELNY, K., 2012, *The Evolved Apprentice*, Cambridge, MA: MIT press.
- STERELNY, K. and J. Fitness (eds.), 2003, *From Mating to Mentality: Evaluating Evolutionary Psychology*, New York: Psychology Press.
- STERELNY, K. and P. GRIFFITHS, 1999, *Sex and Death*, Chicago: University of Chicago Press.
- STOTZ, K., 2010, Human nature and cognitive-developmental niche construction. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 9: 483–501.

- STREET, S., 2006, A Darwinian Dilemma for Realist Theories of Value. *Philosophical Studies*, 127: 109–166.
- TINBERGEN, N., 1963, On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410–433.
- TOOBY, J. & L. COSMIDES, 1990, The Past Explains the Present: Emotional Adaptations and the Structure of Ancestral Environments. *Ethology and Sociobiology*, 11: 375–424.
- TRIVERS, R. L., 1971, The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46: 35–57.
- TURKE, P. W., 1990, Just Do It. *Ethology and Sociobiology*, 11: 445–463.
- VAYDA, A. P., 1995, Failures of Explanation in Darwinian Ecological Anthropology. *Philosophy of the Social Sciences*, 25: 219–249, 360–375.
- WERREN, J. H., 1980, Sex Ratio Adaptations to Local Mate Competition in a Parasitic Wasp. *Science*, 208: 1157–1159.
- WILSON, E. O., 1975, *Sociobiology*, Cambridge, MA: Belknap/Harvard University Press.
- WILSON, E. O., 1976, The Response: Academic Vigilantism and the Political Significance of Sociobiology. *BioScience*, 26(3): 183; 187–190.
- WILSON, E. O., 1978, *On Human Nature*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- WINTERHALDER, B. & E. A. SMITH, 1992, Evolutionary Ecology and the Social Sciences. In Smith, E. A. & B. Winterhalder (eds.), *Evolutionary Ecology and Human Behavior* (pp. 3–23), New York: Aldine de Gruyter.

Evolução cultural*

Autoria: Tim Lewens
Tradução: L. H. Marques Segundo
Revisão: Gabriela Guerra Leal Souza

Em seu mais amplo sentido as teorias da evolução procuram explicar por que as espécies são do jeito que são. Para muitos evolucionistas isso significa explicar as adaptações características das espécies. Significa também explicar a diversidade dentro das espécies. O traço geral das teorias contemporâneas da evolução cultural é a sua insistência na importância da herança cultural – em particular várias formas de aprendizagem – para ambas as questões. A razão *prima facie* a favor das teorias da evolução cultural é irresistível. Os membros da nossa espécie são capazes de sobreviver e se reproduzir em parte por causa dos hábitos, do conhecimento prático e da tecnologia que não apenas são mantidos pela aprendizagem, mas que foram inicialmente gerados como parte de um projeto

* LEWENS, T. Cultural Evolution. In: ZALTA, E. N. (ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Summer Edition. Stanford, CA: The Metaphysics Research Lab, 2020. Disponível em: <https://plato.stanford.edu/archives/sum2020/entries/evolution-cultural/>. Acesso em: 18 mar. 2022.

The following is the translation of the entry on Cultural Evolution by Tim Lewens, in the Stanford Encyclopedia of Philosophy. The translation follows the version of the entry in the SEP's archives at <https://plato.stanford.edu/archives/sum2020/entries/evolution-cultural/>. This translated version may differ from the current version of the entry, which may have been updated since the time of this translation. The current version is located at <https://plato.stanford.edu/entries/evolution-cultural/>. We'd like to thank the Editors of the Stanford Encyclopedia of Philosophy, mainly Prof. Dr. Edward Zalta, for granting permission to translate and to publish this entry.

cumulativo erigido a partir de descobertas feitas pelos outros. Além disso, a nossa própria espécie contém subgrupos com diferentes hábitos, conhecimentos práticos e tecnologias que foram novamente gerados e mantidos pela aprendizagem social. A aprendizagem social é, ademais, um importante agente de adaptação – e talvez de especiação – nos animais. O problema aqui não diz respeito exatamente à importância da evolução cultural; mas sim ao modo como deveriam ser concebidas as teorias da evolução cultural e como deveriam ser relacionar com a compreensão mais tradicional da evolução orgânica.

1 O que é evolução cultural?

As teorias da evolução cultural precisam ser distinguidas das teorias da psicologia evolutiva, ainda que ambas possam envolver a aplicação de ideias evolutivas à explicação de fenômenos culturais. O psicólogo evolutivo (*vide* TOOBY; COSMIDES, 1992) tende a supor que o mecanismo de hereditariedade mais importante em todas as espécies – a nossa inclusa – é a herança genética. A psicologia evolutiva considera que a mente humana evoluiu através de um processo convencional de seleção natural sobre a variação geneticamente herdada. Por exemplo, um psicólogo evolutivo poderia explicar a ampla preferência dos humanos por comida gordurosa em termos da importância, no passado distante da nossa espécie, de consumir o máximo possível de calorias nas raras circunstâncias em que a ocasião permitia. Tal hipótese pode também ajudar a explicar novas tendências culturais: o aumento recente na obesidade é explicado como o resultado de uma nova mudança ambiental – a crescente disponibilidade de comida altamente calórica e barata – agindo em conjunto com uma preferência gustatória não mais adaptativa e atualmente perigosa. A psicologia evolutiva, por isso, dificilmente se cala sobre a cultura e a mudança cultural. Não obstante, os teóricos da evolução cultural tendem a dar mais ênfase ao papel da herança não-genética, em especial a herança cultural via aprendizagem, como fator que desempenha um papel criativo positivo na adaptação das espécies a seus ambientes social e biológico.

Darwin acreditava, como acreditam os biólogos hoje em dia, que a seleção natural pudesse explicar a origem de muitos caracteres adaptativos complexos. Na apresentação original da seleção natural feita por Darwin, exige-se que organismos progenitores difiram em capacidade de sobrevivência e reprodução, e que a prole se assemelhe a seus pais no que diz respeito àqueles caracteres que promovam

ou inibam essas capacidades (DARWIN, 1859). Esse esquema explicativo é amplamente neutro em relação aos mecanismos que dão conta da semelhança entre progenitores e prole. Por exemplo, a prole poderia aprender certas habilidades com seus pais e, com isso, vir a se assemelhar a eles do ponto de vista comportamental. Da perspectiva das explicações por seleção natural, não importa por que a prole se assemelha aos pais, importa apenas que se assemelhem.

A teoria da seleção natural de Darwin explica a adaptação recorrendo àquilo que hoje conhecemos como *transmissão vertical* – a transmissão dos caracteres parentais à prole. Como já vimos, processos culturais como a aprendizagem poderiam, a princípio, sustentar essa forma de herança. Mas nós não aprendemos apenas de nossos pais – aprendemos também de nossos pares, de autoridades e assim por diante. Isso é conhecido como *transmissão oblíqua*. Uma vez reconhecida a possibilidade de que a aprendizagem possa apoiar a seleção natural, também reconhecemos que uma teoria da evolução – uma teoria que procura explicar a mudança, incluindo a mudança adaptativa numa população – pode precisar ser expandida a fim de que englobe a transmissão oblíqua. A admissão da transmissão oblíqua na teoria evolutiva requer revisões ainda mais radicais nos modelos darwinistas de evolução. Isso porque a transmissão oblíqua abre a possibilidade de que alguns caracteres possam se espalhar numa população a despeito de reduzirem a aptidão dos indivíduos que as possuem.

Embora grande parte do trabalho sobre a evolução cultural tenha se focado na espécie humana, há uma quantidade crescente de trabalhos avaliando as implicações da aprendizagem para a adaptação e especiação de muitas outras espécies, incluindo chimpanzés (WHITEN *et al.*, 1999), baleias (RENDELL; WHITEHEAD, 2001), peixes, aves, dentre muitos outros (LALAND; HOPPITT, 2003). Além do mais, esse trabalho sobre espécies não-humanas ajuda a refinar e a responder uma série de dúvidas sobre por que os humanos, comparados a outras espécies, parecem visivelmente tão bons na construção, manutenção e refinamento do acúmulo coletivo de capital cultural adaptativo (HENRICH, 2015; LALAND, 2016).

2 Seleção natural e herança cultural

Num trabalho inicial clássico sobre evolução cultural, Cavalli-Sforza e Feldman (1981) perguntaram (dentre outras coisas) como podemos explicar o declínio das taxas de natalidade entre as mulheres italianas no século XIX. Essas

mulheres, de cerca de cinco filhos em média passaram a ter apenas dois. Seria extremamente implausível argumentar que isso ocorreu como resultado de seleção natural (SOBER, 1991, p. 428). Seria implausível, por exemplo, argumentar que a aptidão das mulheres com famílias menores fosse maior do que a aptidão das mulheres com famílias maiores. É verdade que a aptidão de longo prazo de um indivíduo (medida em termos de netos e bisnetos) pode às vezes aumentar caso ele deixe poucos descendentes fortes ao invés de muitos fracos (LACK, 1954). Mas as mulheres italianas sem dúvida poderiam ter gerado mais do que dois filhos que se tornassem adultos saudáveis. Cavalli-Sforza e Feldman argumentaram, ao invés, que a prática de ter poucos filhos se espalhou pela Itália porque as mulheres adquiriram essa característica, via modos de transmissão cultural, de suas contemporâneas e dos indivíduos da geração de suas mães. Para explicar essa transmissão é preciso de formas de transmissão oblíqua, pois se a transmissão cultural fosse sempre vertical, a característica de gerar números maiores de descendentes teria sido mantida na população através da seleção natural, a despeito da seleção agir via herança cultural.

Alguém poderia mostrar-se confuso com isso: por que uma teoria é necessária para fazer tais afirmações? É óbvio que adquirimos características de outras pessoas através da aprendizagem. E é óbvio que dentre os outros de quem aprendemos algo podem estar tanto contemporâneos quanto pais. Podemos responder em parte a essa perplexidade indicando as virtudes de se clarificar as condições necessárias para que a herança cultural supere a seleção natural. Cavalli-Sforza e Feldman argumentaram que se a preferência das mulheres pelo tamanho da família, qualquer que seja ela, fosse a mais amplamente adotada em seu ambiente cultural, então a herança cultural não teria efeito suficiente para superar a seleção natural. As mulheres têm de estar dispostas a adquirir a preferência por famílias menores mesmo quando ela está presente em apenas uma pequena proporção de seu círculo cultural, pois só assim é que famílias pequenas substituirão as famílias grandes na população como um todo. Essa é uma afirmação iluminante; e há um modelo quantitativo para testá-la.

A questão sobre quais os benefícios de se avançar esse tipo de afirmações na forma de uma teoria quantitativa será apresentada em mais detalhes mais a frente neste artigo. Por agora, podemos nos atentar para a questão de por que somos capazes de aprender com outros que não os nossos pais a despeito dos custos adaptativos de tal disposição. Se a tendência das mulheres italianas para aprender com seus coexistentes tem levado à redução de aptidão devido à redução

do tamanho da família, por que afinal a seleção natural permitiu que tais disposições de aprendizagem tivessem se estabelecido? Boyd e Richerson, dois outros pioneiros na teoria evolutiva da cultura, afirmam que os benefícios adaptativos em geral de se aprender com os outros que não os próprios pais de fato superam os custos adaptativos em geral (RICHERSON; BOYD, 2005, cap. 4). Eles oferecem várias razões a favor dessa tese. Suponha que um indivíduo inventivo (ou sortudo) seja capaz de descobrir algum comportamento ou técnica que aumente a aptidão. Se outros indivíduos puderem copiar esse comportamento, então suas aptidões provavelmente também aumentarão. Frequentemente será difícil para os indivíduos averiguar quais comportamentos de fato aumentam a aptidão, e, por conseguinte, quais comportamentos deveriam ser copiados. O problema, então, é como calibrar um mecanismo de aprendizagem de tal modo que copie os comportamentos benéficos e ao mesmo tempo não copie os que não sejam benéficos.

Boyd e Richerson sugerem que o *viés do prestígio* possa contornar esse problema: se os indivíduos copiam as técnicas daqueles que estão nas posições mais prestigiadas, então isso aumenta as chances que estejam copiando técnicas que são de fato benéficas. Dizem eles, “Determinar **quem** é um sucesso é muito mais fácil do que determinar **como** é um sucesso” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 124). Além disso, tem-se acumulado evidência a favor da realidade do viés de prestígio. Henrich e Broesch (2011) argumentaram, com base em trabalho de campo em Fiji, que o sucesso percebido de um indivíduo em um domínio único de atividade (por exemplo, o cultivo de inhame) prevê se esse indivíduo será consultado para dar conselhos sobre outros domínios (pescaria, por exemplo). Em outras palavras, eles dizem que uma forma ampla de prestígio é conferida a esses indivíduos, o que afeta a probabilidade deles servirem como modelo cultural. O valor do viés de prestígio repousa na suposição de que aqueles indivíduos que conseguem se colocar em posições de prestígio têm uma tendência maior do que a média de fazer uso de técnicas que aumentam a aptidão. Essa heurística não está isenta de falhas: afinal, nem toda técnica usada por um indivíduo prestigiado trará um aumento na aptidão, e alguns indivíduos podem adquirir prestígio sem uma boa causa. Mas a problema com a plausibilidade da seleção natural explicar o viés de prestígio não está em o viés de prestígio às vezes levar à cópia de técnicas mal adaptativas; a questão diz respeito, ao invés, se aqueles indivíduos que aprendem com os indivíduos prestigiados tenderão a ser em média mais aptos do que aqueles que não aprendem ou do que aqueles que têm uma chance igual de aprender com qualquer outro membro da população a despeito de seu status social.

Richerson e Boyd (2005, p. 120-122) sugerem que outras heurísticas de aprendizagem podem também ser adaptativas. Uma delas é chamada comumente pelos evolucionistas culturais de *viés conformista*. Dizer que alguém tem um viés conformista é dizer que essa pessoa tem uma tendência a imitar os comportamentos, as crenças ou outras disposições exibidos em uma alta frequência entre os indivíduos na população. Mais precisamente, esse viés é geralmente definido como uma tendência elevada ou exagerada de se imitar o comportamento mais comum. É por isso que se, por exemplo, a grande maioria das pessoas come com hashi, e poucos usam garfo e faca, será mais provável que uma escolha aleatória de quem imitar leve à imitação do comportamento da maioria que usa hashi. Nessas circunstâncias, uma escolha puramente aleatória de quem imitar levará provavelmente à escolha do usuário de hashi como modelo. Assim, se 70% dos indivíduos em uma população usam hashi, então um imitador terá um viés conformista no sentido estrito dos evolucionistas culturais apenas no caso de o imitador ter uma chance maior do que 70% de adquirir o comportamento de usar hashi.

Richerson e Boyd argumentam, ao lado de muitos outros, que a aprendizagem conformista é adaptativa no sentido de fornecer ao indivíduo que aprende comportamentos apropriados a situações novas. Mais especificamente, eles argumentam que é mais adaptativo imitar do que não imitar, e ainda mais adaptativo do que imitar um membro escolhido aleatoriamente numa população. A aprendizagem conformista, dizem eles, pode ajudar na aquisição de comportamentos apropriados para um novo meio-ambiente biológico: ao adentrar um novo ambiente, com plantas e animais desconhecidos, é melhor comer os alimentos que os habitantes locais comem, pois assim se evita o envenenamento. Mas pode também levar ao aparecimento de comportamentos socialmente apropriados que previnem o ostracismo ou o ataque. O trabalho empírico de Harris e Corriveau (2011) conclui que quando crianças não são seletivas quanto àquilo que aprendem, elas são muito mais seletivas com relação a quem elas aprendem. Além do mais, eles argumentam que as crianças tendem a procurar conformistas culturais como indivíduos em quem confiar. Esses achados oferecem algum apoio à existência de uma forma de viés conformista, embora Lewens (2015) tenham sugerido que tanto os argumentos teóricos quanto empíricos a favor do viés conformista podem não ser tão fortes quanto parecem à primeira vista.

Esses exemplos mostram a natureza da interação entre o pensamento evolutivo sobre a cultura e o pensamento evolutivo mais tradicional sobre a seleção natural. A seleção natural agindo sobre a variação genética pode estabelecer

disposições para a aprendizagem com não-parentes a despeito do fato de que sob certas circunstâncias essas disposições levam à proliferação de caracteres mal adaptativos. Vale notar que esse aspecto de grande parte do pensamento evolutivo sobre a cultura mantém forte afinidade metodológica com a abordagem da psicologia evolutiva, com a qual às vezes é contrastada (LEWENS, 2015). As próprias disposições para a aprendizagem são geralmente entendidas pelos evolucionistas culturais como adaptações geneticamente herdadas, produzidas em resposta a problemas adaptativos enfrentados por nossos ancestrais mais distantes. Alguns críticos do pensamento evolutivo sobre a cultura (*vide* HEYES, 2012, 2018) argumentam em consequência disso que essa perspectiva não é cultural o bastante, pois tende a minimizar a possibilidade de que as próprias disposições para a aprendizagem pudessem ser herdadas através de formas de aprendizagem. Todos concordam, porém, que uma vez que essas disposições para a aprendizagem estejam em cena, não deveríamos supor que todo caractere numa população tenha de ser explicado em termos de benefícios da aptidão biológica que eles tenham conferido no passado. Os adaptacionistas evolutivos tendem a perguntar, dado um caractere qualquer, qual efeito poderia ter levado a seleção natural a favorecer esse caractere. Ainda que uma postura adaptacionista desse tipo seja justificável para os mecanismos de aprendizagem (e os evolucionistas quanto à cultura tipicamente são adaptacionistas nesse quesito) disso não se segue que uma postura adaptacionista seja justificável para caracteres aprendidos.

3 Pedigree histórico

A noção de que a própria cultura evolui e que os *insights* darwinistas podem ser aplicados na compreensão da mudança cultural não é de modo algum novo. Um exemplo bastante inicial do pensamento evolutivo sobre a cultura encontra-se em William James:

Um paralelo notável, que me escapou completamente, se dá entre os fatos da evolução social e o desenvolvimento mental da raça, por um lado, e a evolução zoológica, como exposta pelo sr. Darwin, por outro. (JAMES, 1880, p. 441)

O interesse primário de James nesse artigo era usar aquilo que ele considerava uma compreensão apropriada do darwinismo para minar a “chamada filosofia evolutiva do sr. Hebert Spencer” (*ibidem*, p. 422). Spencer tinha argumentado que os “grandes homens” tinham importância secundária na determinação do curso da história com base em que “Antes que ele pudesse reconstruir sua sociedade, a sua sociedade teria de construí-lo” (do *Study of Sociology* de Spencer, citado em *ibidem*, p. 449). O grande homem precisa ser feito, e a sociedade é que o faz. Assim, em última instância, é a própria sociedade que explica a mudança social.

James argumenta que a tarefa central do mecanismo de seleção natural de Darwin é dissociar as causas da variação das causas da seleção (*vide* LEWENS, 2007, cap. 2). As variações são produzidas por causas desconhecidas, tendo o ambiente o papel de selecioná-las. As variações em si mesmas (de acordo com o Darwin de James) são inexplicáveis. O mesmo vale para os grandes homens: “As causas da produção dos grandes homens repousam numa esfera completamente inacessível ao filósofo social. Ele simplesmente tem de aceitar os gênios como dados, assim como Darwin aceita a suas variações espontâneas” (JAMES, 1880, p. 445). Os grandes homens, assim como as variações espontâneas, são elementos essenciais e inexplicáveis do processo evolutivo. Assim como a teoria de Darwin atribui papéis distintos, embora vitais, ao ambiente e à variação, do mesmo modo os grandes homens e o ambiente social são importantes para a explicação da mudança social:

Essa evolução social é uma resultante da interação de dois fatores completamente distintos: o indivíduo, cujos dons peculiares derivam do funcionamento das forças fisiológicas e infrassociais, embora mantenha toda a expectativa de iniciativa e origem; e o ambiente social, com seu poder de adotar e rejeitar tanto o indivíduo quanto seus dons. Ambos os fatores são essenciais à mudança. (*Ibidem*, p. 448)

Há problemas associados a qualquer tentativa de traçar o pedigree das teorias evolutivas da cultura até Darwin. Uma das razões é que as teorias evolutivas da cultura geralmente definem-se em oposição àquelas que defendem que a herança genética é o único mecanismo de herança importante. Decerto, não podemos classificar Darwin como um evolucionista quanto à cultura nesses termos, pois ele

não tinha qualquer noção de herança genética à qual pudesse se opor. Mas longe de distinguir herança cultural de herança orgânica, Darwin pensava que toda a herança fosse explicada através da transmissão de “gêmulas”. Tais gêmulas eram entendidas como partículas produzidas por todo o corpo, tendo um caráter específico da parte do corpo que as produziu. Darwin acreditava que as gêmulas então viajavam pelas gônadas, onde eram transmitidas à prole pelas células sexuais. Darwin dizia que as gêmulas eram produzidas por todo o corpo a fim de explicar a herança de características adquiridas. Assim, Darwin está, num sentido, alinhado aos evolucionistas quanto à cultura contemporâneos – ele acreditava que as características aprendidas durante a vida de um progenitor poderiam ser transmitidas à prole. Mas em outro sentido Darwin se opõe a eles, pois ao invés de distinguir entre diferentes sistemas de herança em interação (por exemplo, a herança cultura e a genética), Darwin tende a usar a transmissão das gêmulas para explicar a herança de todos os tipos de caracteres.

Há outros aspectos pelos quais alguém poderia escolher considerar Darwin como um protoevolucionista cultural. Darwin às vezes integra a discussão da evolução tecnológica com suas discussões mais amplas sobre a seleção natural. No *Descent of Man [A Descendência do Homem]*, Darwin discute a inovação técnica, argumentando que as inovações bem sucedidas serão geralmente imitadas, aumentando com isso o sucesso do grupo como um todo, o tamanho desse grupo e, em consequência, aumentando as chances de membros inventivos nascerem ali (DARWIN, 1877, p. 154). Essa explicação combina a preocupação central da seleção natural com o resultado reprodutivo, e a preocupação central da evolução cultural com a imitação. Escreveu Darwin (1877, p. 154):

[...] se numa tribo um homem mais sagaz do que os outros inventa uma armadilha ou uma arma [...], o mais claro autointeresse, sem o auxílio de grande poder de raciocínio, incitaria os outros membros a imitá-lo; e todos seriam com isso beneficiados. [...] Se a nova invenção fosse importante, a tribo aumentaria em número, se expandiria e suplantaria outras tribos [...] Numa tribo que aumentasse desse modo, haveria sempre uma chance muito maior de que nascessem outros membros superiores e inventivos.

Darwin diz que isso não é uma mera analogia: “A sobrevivência ou preservação de certas palavras favorecidas na luta pela existência é seleção

natural” (1877, p. 113). Essa afirmação – de que entidades culturais de vários tipos podem legitimamente passar por processos de seleção natural – não é uma característica necessária de uma teoria da evolução cultural. A teoria evolutiva da cultura requer em geral apenas um esforço sistemático para modelar os efeitos da herança cultural, e alguém poderia decidir que pensar em termos de a seleção natural agindo sobre unidades de cultura não é o melhor modo de fazê-lo. Investigaremos essas questões em mais detalhes mais a frente neste artigo.

Já mencionamos Herbert Spencer, e ele é às vezes considerado um dos primeiros defensores da aplicação do pensamento evolutivo à cultura humana (*vide* JABLONKA; LAMB, 2005, p. 21-22). Já em 1855, em seus *Principles of Psychology* [*Princípios de Psicologia*], Spencer propôs uma forma de epistemologia evolutiva, argumentando a favor de uma terceira via entre a ênfase do empirismo na necessidade da experiência para o conhecimento e a insistência do racionalismo na importância do conhecimento *a priori*. Spencer raciocinou que se as experiências das gerações passadas estivessem impressas nas mentes humanas, então seria o caso tanto que algumas formas de conhecimento nas gerações atuais são *a priori* quanto que esse conhecimento teve suas origens na experiência, ainda que na experiência de nossos ancestrais. O próprio Darwin já tinha feito uma breve nota em linhas parecidas em seu caderno M: “Platão [...] diz, no *Fédon*, que as nossas ‘ideias necessárias’ surgem da preexistência da alma, que não são deriváveis da experiência – entenda-se a preexistência como os macacos” (BARRETT *et al.*, 1987, p. 551). Bem depois, no século XX, Konrad Lorenz argumentaria a favor de um conjunto de teses similares em seus esforços de enxergar o *a priori* kantiano através das lentes da biologia evolutiva e da seleção natural mais especificamente (LORENZ, 1941). Há uma diferença importante entre Darwin e Lorenz que pode ter sido escondida devido a essas similaridades superficiais. Os comentários de Darwin não pressupõem a ação da seleção natural como o mecanismo pelo qual as ideias adaptativas se tornaram comuns na espécie; ao invés, o mecanismo de uso-herança é o que explica a preservação dos conceitos e técnicas que vemos funcionar tão bem.

Embora Spencer seja às vezes creditado como tendo iniciado a aplicação do pensamento evolutivo à cultura, suas contribuições nesse e noutros domínios são geralmente vistas como cientificamente inúteis (*vide* JABLONKA; LAMB, 2005, p. 372-373). Ernst Mayr, por exemplo, afirmou que “Seria inteiramente justificável ignorar Spencer por completo na história das ideias biológicas, pois suas contribuições positivas foram nulas” (MAYR, 1982, p. 386). Spencer é geralmente tratado com severidade devido à sua adesão à importância do “uso-herança”, de acordo com o

qual os hábitos inicialmente aprendidos são herdados automaticamente pela prole. Essa forma de herança seria classificada por muitos como “lamarckismo”, em contraste com as formas “darwinistas” de herança que são tipicamente postas em primeiro plano nas apresentações da teoria evolutiva contemporânea.

Alguns teóricos contemporâneos têm argumentado que a herança lamarckista não deveria ser ignorada (*vide* JABLONKA; LAMB, 1995). O que quer que pensemos dessa manobra, a tendência a elogiar Darwin e condenar Spencer geralmente negligencia o fato de que Darwin também acreditava na importância biológica do uso-herança, que aparece fortemente em suas opiniões sobre a evolução cultural. Spencer é também criticado por suas crenças “darwinistas sociais”, quando Darwin também foi um darwinista social e sustentava perspectivas evolucionárias sobre raça, degeneração social e tantos outros tópicos que a maioria das pessoas hoje repudiaria (*vide* LEWENS, 2007, cap. 8). Como já vimos, a teoria de Darwin da pangênese foi desenvolvida parcialmente para explicar aquilo que ele pensava serem os fenômenos de uso-herança; e uma abordagem geral do uso-herança desempenhava um papel importante na abordagem evolutiva cultural que Darwin ofereceu do progresso moral humano. Na verdade, a certa altura no *Descent of Man*, Darwin cita Spencer na íntegra e com aprovação:

O nosso grande filósofo, Hebert Spencer, explicou recentemente suas perspectivas sobre o senso moral. Disse ele, “acredito que as experiências de utilidade organizadas e consolidadas através das gerações passadas da raça humana produziram modificações correspondentes que, através do acúmulo e transmissão continuados, transformaram-se em nós em faculdades de intuição moral – certas emoções que correspondem à conduta certa e errada, às quais não têm base aparente na experiência individual de utilidade”. (DARWIN 1877, p. 148)

4 Memes

Os esforços sérios na construção das teorias evolutivas da cultura remontam à obra de Lumsden e Wilson (1981), Cavalli-Sforza e Feldman (1981) e Boyd e Richerson (1985). Todos esses autores tentaram, de uma forma ou de outra, produzir

modelos formais que pudessem integrar os efeitos da herança cultural aos modelos biológicos padrão da evolução. Já vimos algumas das afirmações desses teóricos, mas antes de lhes examinarmos mais detidamente, vamos dar uma olhada na teoria da memética. Essa teoria, originalmente apresentada por Dawkins (1976), talvez seja a tentativa mais famosa de se aplicar o pensamento evolutivo à cultura; dito isso, embora ela tenha desfrutado de considerável atenção popular, o mesmo não aconteceu nos círculos científicos. Ao invés, a escola de Boyd e Richerson é que tem sido mais bem sucedida, por razões que serão explicadas mais a frente.

A teoria dos *memes* procura traçar uma analogia bastante forte entre a evolução no nível cultural e a evolução biológica. Começa com uma caracterização da seleção como um processo que requer entidades reprodutoras, tal que os progenitores se assemelhem à prole. A memética sustenta a tese, popularizada por Dawkins, de que as entidades que têm a capacidade de fazer cópias fiéis de si mesmas, os chamados “replicadores”, são condição necessária para a explicação dessa semelhança transgeracional. Nos modelos biológicos padrão da evolução assume-se que os genes são os replicadores relevantes. Os genes fazem cópias de si mesmos, e essa capacidade explica por que os organismos na prole se assemelham a seus progenitores. Se a cultura também evolui, torna-se necessário encontrar alguma forma de replicador cultural que explique a herança cultural. Os *memes* desempenham esse papel. Dawkins oferece uma lista de alguns *memes* exemplares: “melodias, ideias, bordões, modo de se vestir, maneiras de fazer potes ou de construir arcas”. Note que, embora seja pressuposto que todos os *memes* sejam ideias (e vice-versa), a lista de Dawkins inclui outros tipos de coisa, como os modos de se fazer potes, que são técnicas.

A tese de Dawkins é a de que as ideias, por exemplo, podem ser conceitualizadas como entidades que saltam de uma mente a outra fazendo cópias de si mesmas durante esse processo. À primeira vista essa parece uma proposição atrativa. Assim como os genes fazem cópias de si mesmos a diferentes taxas de acordo com seus efeitos sobre os organismos que os portam e sobre seus ambientes locais, também as ideias fazem cópias de si mesmas a diferentes taxas de acordo com seus efeitos sobre os organismos que as portam e sobre seus ambientes locais. Numa comunidade de cientistas, por exemplo, diferentes hipóteses são consideradas e algumas acabam sendo mais amplamente cridas do que outras. Uma hipótese que começa na mente de um ou dois cientistas e espalha-se até que seja amplamente subscrita pela comunidade. As outras hipóteses rapidamente morrem. Talvez possamos caracterizar os traços que aumentam a probabilidade

de algumas hipóteses se espalharem e de outras perecerem. As hipóteses “aptas” podem ter poder preditivo, simplicidade ou podem se encaixar adequadamente ao corpo da teoria. Note que aquilo que esse exemplo mostra é que a adoção de uma perspectiva centrada nos *memes* não mostra literalmente que estamos sendo manipulados por replicadores culturais egoístas. Poderíamos descrever a mudança científica como uma luta entre *memes* egoístas, mas também poderíamos descrever exatamente o mesmo processo em termos da escolha dos cientistas em aceitar, ou rejeitar, teorias usando critérios familiares de poder explicativo, elegância teórica e assim por diante. É apenas uma característica incidental da metáfora do egoísmo memético que parece privar os humanos do controle sobre a aceitação ou não de ideias.

5 Problemas com os *memes*

Há vários problemas associados às perspectivas meméticas, grande parte delas com foco nas limitações da analogia gene/meme. Essas preocupações são às vezes levantadas por teóricos provindos das ciências sociais que são hostis às teorias evolutivas da cultura. Mas também outros evolucionistas quanto à cultura argumentam que o conceito de meme não é adequado para a fundamentação de uma teoria da evolução cultural: é essencial, portanto, ter em mente que as teorias evolutivas da cultura em geral não dependem da verdade da teoria memética (*vide* HENRICH *et al.*, 2008). Eis alguns dos argumentos mais frequentemente encontrados contra o conceito de meme. O restante da seção baseia-se em Lewens (2007, cap. 7):

Unidades culturais não são replicadoras: lembre-se que os replicadores são supostamente unidades que fazem cópias de si mesmas. Alguns críticos do conceito de meme argumentam que não há um mecanismo conhecido que pudesse explicar como os *memes* são copiados. Mas isso é erro. Uma ideia pode ser copiada simplesmente por observação e inferência: o agente B pode observar o comportamento do agente A, inferir que A tem alguma crença X e, por meio disso, vir a sustentar a mesma crença que A. As ideias podem também ser copiadas através da comunicação linguística. O agente A poderia estar convencido da crença X, contar a B sobre sua crença, e B passar a também acreditar que X. Em ambos os casos podemos dizer que a crença X fez uma cópia de si mesma, seja por meio da linguagem, inferência e assim por diante. Uma dificuldade mais premente para a memética diz respeito à imitação ser geralmente bastante vulnerável ao erro para sustentar a replicação.

Se faço um bolo com base numa receita secreta de família, você o come e, em seguida, tenta fazer outro igual, é provável que a receita que você use não seja exatamente igual a que usei, mesmo que você seja capaz de fazer um bolo parecido. Outra dificuldade relevante para a memética é que quando as mesmas ideias se espalham por uma população, raramente isso se dá por elas terem sido literalmente copiadas uma da outra. Sperber argumenta que a reprodução cultural raramente se parece com a de um meme; ao invés, ela faz uso daquilo que ele chama de “atratores” – padrões de pensamento culturalmente compartilhados que permitem que as representações se espalhem pela população sem que sejam literalmente copiadas. Continuando com o exemplo do bolo, talvez você coma um pedaço da minha broa de fubá, goste dela e decida fazer uma você mesmo. Mas não foi por provar a minha broa que você descobriu quais eram os ingredientes necessários para fazer uma. Muito pelo contrário, você já sabia como fazer uma broa de fubá. Ter comido a minha broa apenas fez com que você recuperasse a receita já disponível em seu repertório. Nesse caso, a receita figurou em minha mente, e, por causa disso, também figurou na sua, mas não porque a sua receita é uma cópia da minha. Sperber argumenta que a memética está errada porque muitos casos de dispersão de ideias são como o seguinte:

[...] muitos itens culturais são “re-produzidos” no sentido de serem produzidos muitas e muitas vezes – claro, com uma conexão causal entre essas produções – embora não sejam reproduzidos no sentido de serem copiados um do outro. [...] Sendo assim, não são *memes*, mesmo quando são “cópias” próximas um do outro (no sentido fraco de “cópia”, é claro). (SPERBER, 2000, p. 164-65)

Ambas as questões levantam sérios problemas para a generalidade da memética: nem todas as ideias são replicadores e, por conseguinte, nem todas as ideias são *memes*. Se isso mostra que o conceito de *meme* é inútil vai depender de haver *insights* que sirvam para distinguir a herança cultural que ocorre via *memes* da herança cultura que não ocorre (STERELNY 2006a).

Unidades culturais não formam linhagens: uma crítica à memética bem próxima apoia-se no fato de que, embora no caso da replicação sejamos capazes

de remontar a nova cópia de um gene a um único progenitor, as ideias raramente são copiadas a partir de uma única fonte de modo que nos permita traçar linhagens claras (BOYD; RICHERSON, 2000). Os memeticistas gostam de analisar a crença religiosa em termos da dispersão de *memes*. Mas mesmo as crenças religiosas dispersando-se bastante bem pelas populações humanas, parece improvável que sejamos capazes de remeter casos particulares de fé a uma única fonte. Antes, os indivíduos geralmente adquirem a crença em Deus através da exposição a vários crentes em sua comunidade local. Nessas circunstâncias, a crença em Deus não é causada por uma instância particular de um mesmo tipo. Dentro do reino da evolução biológica é importante compreender as leis de Mendel na explicação de alguns aspectos da dinâmica evolutiva. As leis de Mendel repousam numa compreensão dos genes como unidades discretas de transmissão. Mas se ideias particulares podem aparecer num indivíduo em virtude da exposição desse indivíduo a várias fontes, então é improvável que algo próximo às leis de Mendel seja descoberto na evolução cultural. Isso sugere uma limitação prática à investigação que talvez resulte da diferença entre ideia e genes. Críticas desse tipo têm sido apresentadas de maneira vigorosa por William Wimsatt (1999), que argumenta que as capacidades criativas e inferenciais dos usuários humanos contam a favor de que qualquer ideia, ou item de tecnologia, pode ter uma quantidade flutuante de padrões culturais ao longo do tempo. A crença em Deus pode às vezes ser causada pela exposição a um único evangélico carismático, pode às vezes ser causada pela inculcação dos pais biológicos, e pode às vezes ser causada pela imersão numa comunidade difusa de teístas. Ideias e itens de tecnologia também não têm um análogo estável no genoma, ou na linha germinal, pois diferentes elementos nos ciclos da reprodução tecnológica, incluindo ideias, comportamentos de artesãos e elementos materiais das próprias tecnologias podem todos eles adquirir o status de replicadores dependendo da atenção que os agentes humanos venham lhes prestar. Variações acidentais no plano mental de um sujeito para construir um pote, ou nas suas ações para produzi-lo, ou mesmo no próprio pote, podem ser reproduzidas quando outro artesão faz um item semelhante. Wimsatt usa essas desanalogias para enfatizar os problemas formidáveis que se apresentam a qualquer tentativa de se usar modelos de genética populacional na explicação da mudança cultural.

A cultura não pode ser atomizada em unidades discretas: As ideias mantêm relações lógicas entre si. Se o indivíduo será capaz de adquirir alguma crença, por exemplo, dependerá das suas competências conceituais. É impossível

acreditar na teoria da relatividade sem entendê-la, não é possível entendê-la sem que se tenha muitas crenças adicionais sobre física. Isso vale para crenças não-técnicas. Dependendo de qual religião se esteja a falar, a crença em Deus provavelmente será relacionada a crenças sobre o perdão, a retribuição, o amor e assim por diante. Isso tem levado alguns críticos a argumentar que é um erro sustentar uma perspectiva sobre a cultura que a atomize em unidades discretas com o poder de se replicar individualmente. O antropólogo Adam Kuper queixa-se de “Ao contrário dos genes, os traços culturais não são particulares. Uma ideia acerca de Deus não pode ser separada de outras ideias com as quais está indissoluvelmente ligada a uma religião particular” (KUPER, 2000, p. 180). Os memeticistas provavelmente responderão dizendo que, embora as ideias estejam interconectadas, isso não enfraquece analogia *gene-meme*: O’Brien *et al.* (2010) argumentou que uma perspectiva mais desenvolvida do papel dos genes na evolução e no desenvolvimento restabelece o paralelo *meme-gene*. Pois há um sentido no qual os genes também precisam ser estudados num contexto que leve em conta outros genes e seus arranjos ambientais e desenvolvimentais. Uma sequência de DNA pode ter efeitos diferentes em organismos diferentes dependendo da rede de relações na qual ele integra conjuntamente a outras fontes genéticas e desenvolvimentais. Assim como a importância da crença em Deus pode variar no contexto social, fazendo pouco sentido pensar na “crença em Deus” como um *meme*, também a função de algumas sequências de DNA pode variar com o contexto orgânico de modo que fará pouco sentido identificar algumas sequências tipo como um gene para propósitos de análise evolutiva.

Essas críticas se concentram em saber se há de fato *memes*. Mas há também críticas à utilidade do conceito de *meme*, a despeito de sua existência. Como já indicado anteriormente, poderíamos desconfiar ser a memética apenas uma versão repaginada de um conjunto familiar de narrativas sobre a mudança cultural. Talvez a ciência seja composta de entidades replicadoras em luta contra várias pressões seletivas, mas qual é o *insight* que isso nos oferece, já que no fim das contas a memética nada nos apresenta além de um jargão alternativo para descrever os vários fatores que afetam a avaliação das hipóteses científicas? Talvez o modo de se vestir seja um *meme*, e ainda que seja, é preciso explicar o que faz um *meme* vestuário ser mais apto que outro; e o medo é que uma vez explicado, isso seja rapidamente reduzido ao já famoso apelo à psicologia do consumidor.

6 Evolução cultural sem *memes*

Os esforços mais sérios e respeitados na aplicação do pensamento evolutivo à cultura derivam de um ponto inicial diferente daquele da memética. Confira Shennan (2008, 2011) para um trabalho relevante que adota a perspectiva centrada nos *memes*. Os teóricos da memética tendem a começar com uma caracterização geral da evolução pela seleção natural, a saber, como um processo que requer competição diferencial entre replicadores. Assim, o memeticista procura por um análogo bem próximo do gene no reino cultural que faça o papel de replicador. Dawkins sugere que somente porque os humanos estão sujeitos à colonização de outros replicadores que não os genes é que a evolução humana escapa da tirania do gene. De acordo com essa perspectiva, os *memes* são necessários para que a nossa espécie se liberte de uma forma de determinismo biológico.

A alternativa a essa perspectiva começa com a observação de que a herança cultural é importante, e procura integrá-la a modelos evolutivos tradicionais. Mas essa motivação geral deixa aberta a questão de se a evolução cultural requer a existência de replicadores culturais. É claro que poderíamos aceitar muitas das críticas ao conceito de meme e ainda assim tentar modelar os efeitos da herança cultural. Ao invés de tentar mostrar que há replicadores culturais, poderíamos tentar construir modelos que permitissem a aprendizagem susceptível ao erro e que reconhecessem que as crenças de um indivíduo são frequentemente o resultado da exposição a muitas fontes e não copiadas de apenas uma fonte. O interesse nos modelos evolutivos da cultura por parte dessa tradição às vezes é apenas o de mostrar que a mudança cultural de vários tipos – não necessariamente a mudança cultural adaptativa – pode subsequentemente afetar a evolução genética e vice-versa. Esse é o objetivo geral dos modelos da coevolução gene-cultura. Mas os modelos evolutivos da cultura também visam avaliar o papel da herança cultural na construção da adaptação: aqui, os evolucionistas quanto à cultura não procuram meramente explicar as distribuições de caracteres numa população, procuram explicar a aparência das novidades culturais valorosas (GODFREY-SMITH, 2012).

Ainda que a mudança cultural não exija replicadores culturais, poderíamos pensar, pelo menos a mudança cultural **adaptativa** exige. O esquema darwinista geral para explicar a adaptação exige herança confiável – uma vez surgida uma mutação que aumente a aptidão, ela tem de poder ser preservada nas gerações futuras. No caso de a aprendizagem cultural ser susceptível ao erro, ou no caso de os indivíduos adquirirem traços culturais ao fazermos uma média de muitos modelos

diferentes, poderíamos pensar que se um indivíduo é capaz de descobrir um comportamento que aumenta a aptidão, esse traço será perdido nas gerações futuras porque foi mal copiado, ou porque foi combinado com outros traços menos adaptativos para produzir um comportamento no meio-termo.

Todas as inferências têm sido desafiadas pela recente teoria evolutiva da cultura. Os evolucionistas quanto à cultura concordam que no nível da população, a evolução cumulativa requer que os traços culturais que aumentam a aptidão sejam preservados na geração da prole. Eles negam, contudo, que isso requeira uma transmissão fiel entre indivíduos. Um modelo formal proposto por Henrich e Boyd (2002) sugere que o viés de conformidade pode superar os efeitos da aprendizagem susceptível ao erro de modo a produzir herança confiável no nível da população. O viés de conformidade foi definido, na seção 2, como a tendência dos indivíduos adotarem a representação mais comum numa população. Henrich e Boyd citam evidência de que o viés de conformidade é um fenômeno real. Confira, novamente, Lewens (2015) para um ceticismo quanto aos argumentos a favor da conformidade. O modelo teórico de Henrich e Boyd supõe que os indivíduos têm deficiências ao inferir as representações de terceiros. Mesmo assim eles argumentam que quando olhamos no nível da população, o viés de conformidade ajuda a corrigir os efeitos de tais erros, produzindo uma distribuição ampla das representações na geração da prole próxima à distribuição das representações na geração parental. Henrich e Boyd explicam a razão disso. Em geral, a transmissão sujeita ao erro tem uma tendência a produzir uma mistura de representações diferentes. Numa população que já há várias representações diferentes a frequências relevantes, o efeito do erro numa distribuição ampla de representações é, portanto, baixa. Numa população na qual uma representação é comum, os efeitos do erro são muito mais significativos. Mas se adicionarmos o viés de conformidade, aumentamos as chances de uma representação comumente sustentada permanecer comum nas gerações futuras, mesmo com a imitação susceptível ao erro.

Boyd e Henrich reconhecem que isso não faz com que as distribuições no nível populacional sejam herdadas de maneira perfeitamente confiável. Mas não mostra que a evolução cumulativa agindo sobre a herança cultural seja impossível. No nível genético, os processos de cópia altamente fiéis permitem que mesmo as mínimas forças seletivas preservem a variação adaptativa. A cópia menos fiel requer forças seletivas mais fortes para que a variação não seja perdida. Boyd e Henrich são confiantes quanto as forças seletivas no reino cultural serem mais fortes do que as forças seletivas no reino genético. A moral da história, uma vez mais, é que

é importante não dar uma atenção demasiado estreita à evolução genética como modelo para a evolução cultural.

A memética tende a ser levada por um desejo de ver analogias culturais na evolução genética. Os modelos evolutivos da cultura à la Boyd e Henrich são, por outro lado, levados pelo desejo de encontrar maneiras de compreender como a herança cultural afeta o processo evolutivo. Esses tipos de modelos evolutivos da cultura não presumem que a herança cultural funcione da mesma forma que a herança genética. Na verdade, eles são livres para modelar a herança cultural de formas que se afastam de maneira bastante acentuada da herança genética. Mas ainda assim mantêm seu caráter reconhecidamente evolutivo, pois procuram primariamente explicar as mudanças nas frequências dos traços ao longo do tempo. Eles fazem isso através de amplas suposições sobre como os indivíduos adquirem traços culturais – por exemplo, podem supor que as representações de um indivíduo sejam produto da aprendizagem a partir de diversos pares seus, ou que se originaram pela imposição de figuras de autoridade – e pela avaliação de como tais regras se desenrolarão no nível populacional. Além disso, essas regras de aquisição cultural não são meramente conjecturadas, são testadas experimentalmente. Os teóricos da evolução cultural procuram documentar os efeitos das várias formas de vieses empiricamente apoiados, tal como o viés de prestígio. Assim como a própria teoria da evolução de Darwin permaneceu amplamente conjectural até que fosse suplementada por trabalho empírico que mostrasse como a herança funcionava e pelo trabalho estatístico com foco nas consequências da herança, da seleção, da mutação e de outras forças em nível populacional, também a teoria da evolução cultural tem obtido seus *insights* de uma combinação similar de abordagens empíricas e matemáticas.

7 O papel explicativo das teorias evolutivas da cultura

No início deste artigo foi dito que a razão para a evolução cultural era irresistível. Não se pode negar que a herança cultural é um fator importante na explicação de como a nossa espécie tem mudado ao longo do tempo. A herança cultural não é apenas um processo que age em paralelo à evolução genética, ela está entrelaçada à evolução genética. As mudanças culturais produzem alterações no ambiente que, por sua vez, afetam tanto como os genes agem no desenvolvimento quanto quais pressões seletivas agem sobre os genes. A despeito disso tudo, ainda

assim poderíamos pensar que seja um erro entender a importância da cultura usando as ferramentas da teoria evolutiva. Isso porque poderíamos ser céticos quanto à existência de uma teoria que seja geral o bastante para cobrir todas as formas de mudança cultural e informativa a ponto de nos esclarecer.

Não há dúvida de que é bastante importante lembrar a importância da cultura aos darwinistas ortodoxos mais entusiasmados. Por exemplo, parece que o aumento da incidência da tolerância à lactose entre populações humanas produziu como consequência uma inovação cultural – a saber, a pecuária leiteira. A relativamente recente aparição dessa adaptação geneticamente controlada demonstra que a natureza fisiológica humana é algo que continua a mudar, e também demonstra o impacto causal da cultura nos genes (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 191-92). Tais exemplos, por si só, mostram o quão precipitadas são as perspectivas que alegam ter a natureza humana permanecido fixa desde a idade da pedra, ou que os genes de alguma forma estão na condução da evolução. Nada disso, porém, mostra que podemos desenvolver uma teoria geral e informativa da evolução cultural. Poderíamos desconfiar que, no fim das contas, a mudança cultural e a sua influência sobre as características da espécie humana serão compreendidas, na melhor das hipóteses, através de uma série de narrativas individuais. O nosso breve exame da memética ilustra essa preocupação. Não ganhamos nenhum *insight* explicativo quando nos dizem que as ideias se espalham pelas populações, sendo umas mais bem sucedidas que as outras. Queremos saber o que faz algumas ideias mais aptas do que outras. E não é claro que haverá quaisquer regras gerais que possam nos ajudar a responder essa questão. No reino biológico, precisamos de explicações detalhadas das circunstâncias ambientais locais, da anatomia e fisiologia específicas da espécie, etc., que nos digam o que faz uma variante orgânica mais apta do que outra. De maneira similar, no reino cultural, precisaremos olhar para as disposições psicológicas locais a fim de explicar por que algumas ideias têm mais probabilidade de se espalhar do que outras. Assim, qualquer valor explicativo que a memética pudesse ter é parasitário do trabalho convencional feito na psicologia. E se as preferências individuais estão sujeitas à mudança ao longo do tempo, pode não haver uma teoria geral e informativa da evolução cultural; ao invés, teremos de nos contentar com explicações locais que procuram por preferências inconstantes. Ao invés de fornecer um novo enquadramento científico para a compreensão da cultura, a memética tenderá a descambar para a narrativa convencional da história cultural.

Nas seções restantes distinguirei cinco conjuntos amplos de respostas a essa linha de argumentação, cada um deles enfatizando um elemento explicativo

diferente presente na teoria evolutiva convencional (LEWENS, 2012). Eles podem ser agrupados a fim de fornecer uma justificção ampla para as vantagens de uma perspectiva evolutiva da cultura (LEWENS, 2015). Em primeiro lugar, Boyd e Richerson defendem que *insights* informativos brotam do “pensamento populacional” da evolução cultural (RICHERSON; BOYD, 2005). Segundo, Sperber e colaboradores têm adotado tal abordagem populacional, embora ainda insistam no valor explicativo da noção de “atratores” culturais que indicam por que as tradições são mantidas ao longo do tempo (SPERBER, 1996; MORIN, 2016). Terceiro, Richerson, Boyd, Henrich e outros têm sublinhado a importância da adaptação cultural cumulativa ao lado de um conjunto de quebra-cabeças explicativos apresentados por esses fenômenos. Quarto, Sterelny (2001, 2003, 2006a, 2006b, 2007, 2012) e Wimsatt (1999) argumentam que *insights* esclarecedores acerca das condições gerais exigidas para a evolucionabilidade também se aplicam ao reino cultural. Quinto, muitos argumentam que as teorias evolutivas da cultura podem fornecer *insights* sobre os padrões históricos da mudança cultural de maneira bem próxima ao modo pelo qual as ferramentas da biologia evolutiva tem nos permitido reconstruir a ramificada, ou talvez reticulada, história da vida. Examinaremos cada uma dessas linhas de defesa. Para uma abordagem mais completa ao valor do pensamento evolutivo sobre a cultura e também para uma introdução completa e acessível à teoria como um todo, o livro de Alex Mesoudi (2011) é uma excelente opção. Sterelny (2017) e Lewens (2015), por outro lado, oferecem perspectivas gerais de algumas das principais divisões conceituais no campo.

8 Pensamento populacional

“Pensamento populacional” tem vários significados para pessoas diferentes. Para Boyd e Richerson, denota qualquer esforço de abstração de uma caracterização dos perfis psicológicos individuais de modo que permita uma exploração das consequências dessas disposições no nível individual para as propriedades no nível populacional. Já vimos um exemplo desse tipo de pensamento populacional em ação. Está longe de ser óbvio que o viés de conformidade entre os indivíduos permita a herança no nível populacional apesar dos erros de cópia no nível individual. Para mostrar que essas propriedades da psicologia individual (o viés de conformidade e a aprendizagem sujeita a erro) se combinam para produzir herança em nível populacional é preciso alguma modelagem matemática abstrata. E o estabelecimento

dessa consequência no nível populacional é importante, pois permite ao investigador que revise as restrições que poderíamos ingenuamente pensar estarem atreladas à herança cultural no caso da evolução cultural cumulativa ocorrer.

Num artigo útil, Elliott Sober (1991) sugere que as teorias da evolução da cultura podem ter valor limitado ao trabalho dos cientistas sociais, pois os cientistas sociais estão primariamente interessados em explicar aquilo que faz os indivíduos adotarem provavelmente uma ideia ao invés de outra. Eles querem saber, por exemplo, por que as mulheres italianas no século XIX decidiram ter dois ao invés de cinco filhos, não quais poderiam ser as consequências, no nível populacional, de suas decisões. Richerson e Boyd respondem dizendo que o argumento de Sober pressupõe erroneamente que “somos intuitivamente bons com o pensamento populacional” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 97). Em seu artigo original, Sober aponta que o pensamento populacional poderia salvar os modelos evolutivos da cultura da vacuidade no seguinte sentido:

A questão sobre a utilidade desses modelos de evolução cultural à pesquisa hodierna dos cientistas sociais é a seguinte: serão os cientistas sociais intuitivamente bons com o raciocínio populacional? Se sim, então suas explicações não serão enfraquecidas por modelos precisos de evolução cultural. Se não, então os cientistas sociais deveriam corrigir suas explicações (e as intuições nas quais eles confiam) estudando esses modelos. (SOBER, 1991, p. 492)

Muitos dos modelos de Richerson e Boyd são esclarecedores. Com já vimos, eles mostram que a adaptação cultural cumulativa não requer replicação. Note, porém, a favor do ceticismo de Sober, que os modelos evolutivos da cultura mais interessantes são aqueles que em geral mostram as circunstâncias gerais nas quais se torna possível que a herança cultural produza efetivamente adaptação. A tese de Boyd e Richerson a favor da importância do viés de prestígio é primariamente um esforço em mostrar como a seleção natural poderia ter favorecido a aprendizagem cultural. A dúvida de Sober é se modelos como esses também afetarão “a pesquisa hodierna dos cientistas sociais”, que não estão interessados no estabelecimento de tais condições gerais para a evolução cultural cumulativa, mas sim em entender os episódios particulares da mudança social e cultural. Mesmo aqui, o pensamento

populacional de Richerson e Boyd tem algo a dizer. Eles procuram explicar, por exemplo, o desaparecimento de importantes tecnologias na Tasmânia. Inspirados no trabalho de Joseph Henrich, eles sugerem (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 138) que a manutenção das tecnologias e dos comportamentos associados necessários para produzir e operá-las podem exigir uma população grande o bastante para que a taxa de inovação compense a degradação resultante da imitação sujeita a erro. Se Boyd e Richerson estão corretos sobre esse episódio na história da Tasmânia, então talvez sejamos capazes de explicar as diferenças nas capacidades dos tasmânicos, comparadas a outras pessoas, de manter um conjunto de tecnologia, meramente citando o tamanho da população ao invés de outras formas de diferença social ou cultural. Note, por fim, que o modelo de Henrich, assim como muitos modelos populacionais, tem de proceder através de suposições altamente simplificadas sobre as propriedades das entidades individuais que compõem a população mais ampla. Isso atraiu uma série genérica de críticas que visavam qualquer tentativa de modelamento abstrato: o modelo de Henrich tem sido criticado por aqueles que duvidam da robustez de suas suposições e seu acordo com os dados empíricos. Consulte Read (2006) para tal crítica e Kline e Boyd (2010) para uma resposta, além de Houkes (2012), para um útil panorama filosófico. Ao mesmo tempo, essa abstração constitui uma força potencial da abordagem populacional, pois nos oferece a possibilidade de entender um sistema complexo sem precisar de informação compreensiva sobre todas as suas partes.

9 Atração cultural

Sperber e outros defensores da abordagem à evolução cultural conhecida como “epidemiologia cultural” partilham o foco de Richerson e Boyd na abordagem populacional a fim de entender a cultura (SPERBER, 1996). Como dito, “o enquadramento mais geral para o estudo e modelamento da evolução cultural deveria ser o do ‘pensamento populacional’ [...]” (CLAIDIERE *et al.*, 2014). Eles argumentam que qualquer execução bem sucedida dessa abordagem populacional requer que expliquemos as distribuições dos itens culturais por prestar atenção naquilo que eles chamam de “atratores” culturais. Além disso, eles argumentam que essa abordagem, frequentemente (embora nem sempre), origina explicações que se afastam das abordagens fundadas nas formas de seleção cultural.

Como indicado anteriormente, Sperber argumenta que a simples noção de cópia é apenas raramente apropriada para explicar por que itens culturais bastante similares se propagam de modo estável pela população. Por exemplo, quando estados emocionais se espalham pelas comunidades – talvez em períodos de luto nacional – é bastante comum que o pesar de um indivíduo seja causalmente iniciada pelo de outro. Mas o segundo indivíduo não imita ou copia rigorosamente o estado emocional do primeiro, ainda que o segundo estado emocional se assemelhe – e, por conseguinte, seja uma “reprodução” de – ao primeiro. Ao invés, um conjunto compartilhado de disposições emocionais de fundo, talvez em conjunção a normas de comportamento público compartilhadas, conspira para reconstruir um segundo estado emocional que seja similar ao primeiro. Tais estados, que são os resultados amplamente estáveis desses processos de reconstrução, são exemplos de “atratores” culturais.

Um atrator não deveria ser equacionado simplesmente a uma ideia psicologicamente atrativa a indivíduos (SPERBER, 1996; BUSKELL, 2017). Ao invés, é uma noção mais abstrata que corresponde a um resultado mais ou menos estável do processo de reprodução cultural. Muitíssimos “fatores de atração” diferentes podem potencialmente sustentar tal reprodução estável. Por exemplo, se um problema de engenharia amplamente encontrado tem apenas umas poucas soluções efetivas, e que, além disso, são fáceis de imaginar, então deveríamos esperar que essas soluções aparecessem mais e mais vezes, ainda que os indivíduos não estivessem tentando copiar as inovações dos outros em detalhe. Em outras palavras, os fatores de atração não precisam sequer ser psicológicos, podendo ao invés corresponder a exigências físicas ou ecológicas. Informação compartilhada, preferências compartilhadas e vieses emocionais ou inferenciais poderiam também explicar por que variantes culturais reaparecem com regularidade. Alguns atratores podem estar fundados em disposições cognitivas evoluídas compartilhadas por quase todo mundo. Ao dar atenção a esses fatores de atração, Sperber e seus colegas demonstram explicitamente seu débito com a psicologia evolutiva (SPERBER, 1996). Os atratores, contudo, podem ser mais locais, correspondendo a disposições e vieses cognitivos mais estritamente compartilhados, comuns apenas a pequenas comunidades. Tais disposições podem explicar a reprodução que é confiável apenas em contextos muito específicos. O trabalho nessa tradição (*vide* MORIN, 2016) visa responder o ataque de que a abordagem evolutiva à cultura é vaga delineando detalhadamente tais fatores de atração e suas consequências populacionais em várias escalas espaciais e temporais.

10 Cultura cumulativa

Alguns teóricos começam as suas apresentações da teoria evolutiva da cultura argumentando que a mudança cultural satisfaz as condições para a evolução por seleção natural enfatizadas por Darwin. Eles argumentam, por exemplo, que encontramos no reino da cultura uma ampla variação – há várias alternativas de se fazer cerâmicas, *designs* alternativos para caiaques, e assim por diante – que há diferenças nas chances dessas variantes serem preservadas ou multiplicadas nas gerações futuras – que depende de as cerâmicas serem atrativas, das diferentes formas de caiaque serem fáceis de manejar – e que há reprodução bastante fiel dessas técnicas ou modelos de um indivíduo a outro. Em outras palavras, encontramos instanciados no contexto social alguma versão de variação, aptidão diferencial e herança, exatamente aquilo que Darwin encontrara primariamente no reino orgânico. Já esbarramos em um dos riscos de se abordar o projeto da evolução cultural dessa maneira abstrata, que começa com a procura de similaridades gerais entre os domínios cultural e orgânico. Embora asseguremos a afirmação geral de que uma forma de seleção natural se aplica ao domínio cultural, corremos o risco de perder de vista os problemas explicativos específicos que uma teoria da evolução cultural deveria tratar.

Como já vimos, outras apresentações da evolução cultural começam de maneira mais pragmática, voltadas à solução de problemas. Em alguns casos, começam com *puzzles* explicativos similares àqueles que levaram Darwin a formular seu princípio de seleção natural. Darwin estava interessado em explicar como estruturas que adaptam tão bem os organismos às suas condições de existência poderiam ter surgido. Os evolucionistas culturais prestam bastante atenção a uma variedade de traços culturais adaptativos cuja origem parece inexplicável em termos apenas de inovação individual. Henrich (2015, p. 97-100), por exemplo, faz uso do exemplo do processamento da mandioca. A mandioca (também conhecida, dentre muitos outros nomes, como aipim) é uma boa fonte de amido, mas precisa ser processada para ser consumida com segurança. Sem o processamento ela libera cianeto de hidrogênio, que pode provocar envenenamento. De acordo com Henrich, embora a mandioca não processada tenha um gosto amargo, esse amargor não é um bom indicador de sua segurança: o amargor desaparece no processo de preparação antes que ela se torne própria para o consumo. E pior, embora a mandioca não processada seja venenosa, é difícil descobrir que esse é o caso, pois os sintomas de envenenamento aparecem bem depois de sua ingestão. Henrich

argumenta que é difícil ver como um único indivíduo espirituoso pudesse ter inventado essa tecnologia de processamento. Em vez disso, é preciso recorrer a um processo mais gradual de adaptação cultural cumulativa espalhado pela população. Nesse tipo de trabalho, os análogos culturais dos processos orgânicos de seleção são invocados porque prometem uma explicação do tipo “mão invisível” para o aparecimento da adaptação em contextos nos quais as explicações que dependem de previsões não estão disponíveis. Em outras palavras, a razão para se recorrer à seleção é a mesma nos domínios cultural e orgânico.

Um segundo exemplo de apelo mais pragmático, voltado a problemas, pode ser encontrado na hipótese dos “instintos sociais tribais”. Como notado por Darwin (1877, p. 134), os humanos regularmente são movidos a agir de maneiras benéficas a outros, mesmo quando não são membros de famílias estendidas. Ele sugeriu que somos movidos pela empatia pelos outros, e, que, a explicação última de por que temos tal solidariedade é que ela é o resultado de um processo de seleção, conquanto aja no nível daquilo que ele chama de “tribos”. Essa explicação foi atualizada através de uma longa série de publicações de Richerson, Boyd e outros, que pretendem também explicar tendências bastante difundidas nos humanos modernos de compartilhar recursos valiosos em amplas redes sociais (*vide* RICHERSON; BOYD, 2005; RICHERSON *et al.*, 2016). Eles pensam que os recursos da teoria evolutiva mais em voga não cumprem essa tarefa explicativa. A seleção de parentesco é insuficiente, dizem eles, pois os humanos regularmente cooperam com pessoas de fora de seus grupos familiares imediatos. Além disso, eles pensam que os grupos sociais do pleistoceno nos quais esses comportamentos de compartilhamento evoluíram eram provavelmente muito grandes para que o altruísmo recíproco dê conta de explicar sua emergência. A hipótese explicativa favorecida por eles é complexa e envolve a interação entre aquilo que eles chamam de “seleção de grupo cultural” e a seleção natural agindo sobre a variação genética: “A seleção sobre tribos consegue explicar a fundação inata da nossa psicologia social através do processo de coevolução gene-cultura” (RICHERSON; BOYD, 2005).

Eles argumentam, com base numa mistura de trabalho histórico, etnográfico e teórico, a favor de um cenário que começa com aquilo a que eles chamam “tribos” – consideradas por eles como unidades etnolinguísticas compostas por algo entre 500 e 1500 pessoas – competindo umas com as outras e sendo auxiliadas por diferenças culturalmente transmissíveis nas propriedades do grupo. Esse processo competitivo produz por fim “normas cooperativas orientadas ao grupo que são culturalmente transmitidas, e sistemas de recompensa de punições a fim de assegurar

que tais normas sejam obedecidas” (RICHERSON; BOYD, 2005). Uma vez que a transmissão cultural tenha estabelecido esse ambiente social, a seleção natural, agindo sobre a variação genética, favorece uma psicologia inata que seja adequada a esse novo conjunto de problemas ambientais socialmente herdados.

A própria ideia de seleção de grupo é controversa. Muitos comentadores assumem uma postura cética frente à seleção de grupo quando sustentada por herança genética, pois preocupam-se que a competição baseada na variação genética dentro dos grupos tenda a minar os efeitos da competição entre grupos. Vários evolucionistas culturais (*vide* BOYD; RICHERSON, 2009; HENRICH, 2015) têm argumentado que os processos de herança cultural são mais adequados para sustentar as diferenças intergrupo do que os processos de herança genética, pois eles acreditam haver evidência empírica e teórica de que os processos culturais podem manter a homogeneidade intragrupo face a vários fatores compensatórios (imigração, imitação não confiável, e assim por diante).

Desnecessário dizer que esse trabalho é contencioso. É possível desafiar as afirmações feitas sobre o caráter inato das disposições psicológicas e sociais em questão, a caracterização dos prováveis grupos sociais do Pleistoceno, a incapacidade de recursos evolutivos mais tradicionais para explicar as nossas tendências altruísticas e assim por diante (*vide* BIRCH, 2018). Tais desafios são inevitáveis quando o que está em jogo são hipóteses ambiciosas como essa, e quando valem-se de tal variedade de fontes de evidência. Há também preocupações conceituais. Um artigo recente lista três formas diferentes de seleção de grupo cultural, nas quais a competição direta entre grupos é apenas uma variante (RICHERSON *et al.*, 2016). Os autores também propõem a imitação seletiva de indivíduos (por outros indivíduos) em grupos bem sucedidos e a migração seletiva (dos indivíduos) para grupo bem sucedidos como outros dois tipos de seleção de grupo cultural. Esses são de fato modos adicionais pelos quais traços comportamentais que beneficiam um grupo podem aumentar em frequência numa população mais ampla de grupos. No entanto, nesses dois casos, as frequências dos caracteres são aumentadas simplesmente pela atração dos indivíduos pelos caracteres que eles consideram conferir benefícios coletivos. Devido a isso, pensar neles como formas de seleção de grupo pode gerar confusão (*vide* Morin, 2016). A despeito dessas preocupações, é claro que a explicação das formas de comportamento altruísta dada pela seleção de grupo cultural marca um esforço significativo para a síntese de teoria e evidência em uma ampla gama de domínios.

11 Evolucionalidade

Uma maneira bem próxima de vindicar modelos de evolução cultural dá atenção à questão das características gerais dos sistemas de herança que possibilitam a evolucionalidade [*evolubility*] numa linhagem. Esse projeto tem sido recentemente encabeçado por Kim Sterelny (*vide* 2001, 2003, 2006a, 2006b, 2007, 2012). Uma vez mais, ilustremos a natureza geral dessas questões iniciando pelo reino orgânico. A teoria de Darwin visava explicar a adaptação. As condições básicas para a seleção natural, a despeito das aparências, não são suficientes para a aparência dos caracteres funcionais. Um sistema no qual a prole se assemelha aos pais no que diz respeito aos caracteres que aumentam a aptidão pode não desenvolver adaptações complexas. O ambiente precisa cooperar: se as pressões seletivas mudarem muito rapidamente, não haverá exigências ambientais contínuas do tipo que poderiam produzir adaptações complexas ao longo do tempo. O desenvolvimento também importa. Se a ontogenia estiver configurada de tal modo que mudanças em algum caractere tendam a ser acompanhadas por mudanças em todos os outros caracteres, então as chances de uma adaptação cumulativa serão particularmente difíceis. Pois mesmo naqueles casos em que uma mutação contribui positivamente para a função de um caractere, as chances são de que ela também contribua negativamente para a aptidão geral em virtude de destoar do funcionamento dos outros caracteres. O desenvolvimento também precisa disponibilizar grande quantidade de variação. Se ela for altamente restringida, de modo que apenas um pequeno número de formas seja possível, então a seleção não terá a variedade suficiente de matéria prima para a construção de caracteres complexos. Parece também que a adaptação cumulativa depende da supressão de “foras de lei” (STERELNY, 2001, 2006b). Vimos na seção anterior que a seleção de grupo é frequentemente vista como um agente ineficaz para a adaptação no nível de grupos devido à sua vulnerabilidade à “subversão interna”. Isso ocorre quando organismos individuais, por si sós, sabotam características complexas da organização do grupo em benefício da própria aptidão. Isso porque, em geral, os genes num dado organismo humano compartilham um “destino comum” – eles não se comportam com se estivessem em competição direta, lutando por representação nas gerações futuras. Quando os genes genuinamente “agem sozinhos”, por exemplo, ao sabotar a meiose de modo que tenham maiores chances de aparecer nas gerações futuras, toda a integridade do organismo pode ser comprometida, e a adaptação no nível individual é comprometida.

Através da aplicação desses tipos de considerações ao reino cultural podemos tentar entender os prováveis custos e benefícios associados às várias formas diferentes de herança cultural (vertical, oblíqua, por *memes*, e assim por diante). Podemos também, quem sabe, vir a entender as diferentes forças evolutivas que poderiam produzir essas diferentes formas de herança cultural. E, por sua vez, esses *insights* podem facilitar o trabalho comparativo que procura documentar as condições gerais exigidas para que uma espécie faça uso da herança cultural a fim de construir adaptações complexas tais como ferramentas. Essa maneira de pensar promete, por exemplo, explicar por que poucas espécies não-humanas (caso alguma) são capazes de construir progressivamente traços culturais cada vez mais complexos de maneira cumulativa (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 107). Confirma, também, Laland (2017). A exploração da importância dessas condições no reino cultural é controverso, parcialmente porque as próprias condições de evolucionabilidade são disputadas (*vide* GODFREY-SMITH, 2009). O trabalho de Boyd e Henrich mostra que, embora a herança no nível da população seja importante para a adaptação, a semelhança pais-prole não é de fato necessária. Problemas relacionados à evolucionabilidade estão também relacionados ao debate sobre as unidades de seleção (OKASHA, 2006). Como vimos, pode ser que precisemos da seleção natural num nível superior de organização para gerar mecanismos que suprimam a capacidade dos “fora da lei” de agirem sozinhos em níveis inferiores de organização. Será que algo assim ocorre no reino cultural? Será que a seleção em grupos humanos age de modo a limitar a capacidade dos indivíduos humanos de agirem sozinhos? De que maneiras a herança cultural poderia estar envolvida nesses processos? Essas questões são complexas, tanto em termos de como deveriam ser postas quanto em como deveriam ser respondidas. Mas alguns dos trabalhos mais interessantes na teoria evolutiva da cultura podem surgir dessas tentativas de resposta.

Questões envolvendo evolucionabilidade são às vezes formuladas em termos de sistemas de transferência de informação. De acordo com essa perspectiva, se a prole se assemelha aos pais, a informação desenvolvimental tem de sido transmitida de uma geração a outra. A questão é quais são as formas de sistema de transmissão de informação que fazem esse trabalho. Esse modo de formular a questão é controverso, pois não é sempre claro de que modo iremos entender o conceito de informação e o que significa dizer que algum contribuinte causal ao desenvolvimento conta como um portador de informação ao invés de algum outro tipo de participante desenvolvimental, tal como um leitor de informação, digamos, ou como uma condição de fundo para a transferência de informação. Para uma discussão sobre essas

questões, confira Oyama (2000) e Griffiths (2001). Essa forma geral de se pensar sobre a herança tem sido influente, porém, na caracterização das chamadas “principais transições evolutivas” (MAYNARD SMITH; SZATHMARY, 1995). Diz-se que as principais transições na história da vida incluem o desenvolvimento da herança com base no DNA, a emergência dos cromossomos, o advento do “código genético” e eventos tais como o surgimento da socialidade e da linguagem. Maynard Smith e Szathmary propõem que pensemos nesses eventos como modificações nos mecanismos de transmissão de informação intergeracionais.

Jablonka e Lamb (2005) argumentam que pensar em termos de sistemas de transmissão de informação nos permite realçar diferenças salientes nas formas de transmissão social subjacentes à evolução cultural. Eles afirmam que apenas algumas formas de transmissão fazem uso de um sistema de **símbolos**. Considere, por exemplo, que dizer que alguns pássaros herdaram seu canto por transmissão social não é dizer que o canto dos pássaros é um sistema simbólico. Os humanos, por outro lado, fazem negócios através de símbolos publicamente acessíveis. Além do mais, repositórios de símbolos, mais obviamente na forma de bibliotecas e em bancos de dados de computadores, são sistemas de herança vitais aos humanos, permitindo a preservação e o acúmulo de conhecimento através de gerações. Note também que há diferentes tipos de sistemas simbólicos. Em alguns casos a relação entre um símbolo e aquilo que é representado é arbitrário. É o caso, por exemplo, com uma palavra como “homem”, que não se parece ou soa como um humano macho. Em outros casos, como o simbolismo **icônico**, a relação é de semelhança: o símbolo de banheiro masculino se parece com um homem.

Jablonka e Lamb usam as diferenças características entre modos típicos de herança social em animais e humanos para iluminar o impacto que os nossos próprios sistemas de transmissão simbólica têm na evolução cultural humana (*vide* DEACON, 1997). Embora eles defendam poder haver sistemas simbólicos não-linguísticos (2005, p. 224), a linguagem funciona como um ótimo exemplo do modo pelo qual os sistemas de símbolos contêm elementos que podem ser recombinados de incontáveis formas para produzir uma grande variedade de mensagens dotadas de significado. Os repositórios de informação simbolicamente armazenada, como os livros, podem também ser consultados, anotados, editados e assim por diante, o que lhes aumenta o poder e a versatilidade. Essa maneira de pensar nos abre um leque de questões desafiadoras. A questão do grau com o qual os sistemas simbólicos se assemelham a outros sistemas de herança é iluminante. Considere, por exemplo, a discussão de Stegmann (2004) sobre o sentido no qual o código

genético é “arbitrário”. Percebe-se rapidamente que qualquer tentativa de dizer precisamente o que faz de um sistema de herança um sistema simbólico, e qualquer tentativa de diferenciar os tipos de sistemas simbólicos (linguísticos, não-linguístico, e assim por diante) será bastante complexo do ponto de vista filosófico.

12 Filogênese cultural

Muitos evolucionistas têm argumentado que as ferramentas biológicas podem ser de grande valia se queremos desenvolver uma perspectiva histórica do padrão de mudança cultural (*vide* GRAY *et al.*, 2007). No caso de Mace e Holden (2005), o trabalho recorre a Lewens (2012). Uma variedade de métodos biológicos tem sido desenvolvida para nos ajudar a desvelar a estrutura das árvores evolutivas: eles nos ajudam a entender quais *taxa* se separaram um do outro e quando. Parece claro que itens culturais de muitos tipos (mais obviamente as linguagens, mas também ferramentas e técnicas) também mantêm relações genealógicas reconhecíveis, e têm levado muitos bioantropólogos a usar métodos filogenéticos emprestados ou adaptados das ciências biológicas a fim de reconstruir a história dos empréstimos no reino cultural. Os críticos às vezes seguem Gould (1988) ao argumentar que esses métodos biológicos não podem ser aplicados apropriadamente ao reino cultural, pois as genealogias culturais tomam a forma de redes reticuladas e não de árvores ramificadas. A mudança cultural é de fato altamente reticulada: é óbvio que um objeto complexo como um carro é uma confluência de numerosas linhagens técnicas, que se juntam para formar o sistema *hi-fi*, o motor, os sistemas de segurança e assim por diante. Ademais, na medida em que melhoras foram feitas nos carros, inovadores de bicicletas, mobílias, brinquedos e muitos outros artefatos podem tomar emprestados esses novos desenvolvimentos.

Essas importantes observações não precisam enfraquecer o projeto da filogenia cultural. Grande parte da evolução biológica é também reticulada. As bactérias, por exemplo, não formam linhagens genealogicamente isoladas; a hibridização abunda entre as plantas; e há também consideráveis empréstimos de elementos do genoma entre espécies de mamíferos aparentemente isoladas. Isso na verdade poderia simplesmente mostrar que os modos de inferência filogenéticos estão duplamente ameaçados: não funcionam sequer para grande parte do mundo biológico. Mas os evolucionistas culturais (*vide* GRAY *et al.*, (2007) são encorajados pelos desenvolvimentos inferenciais na própria biologia, que visam reconstruir

árvores parcialmente reticuladas propondo as chamadas reconciliações de árvores conflitantes que os métodos tradicionais geralmente propõem para espécies e genes.

Esse tipo de trabalho é importante, em parte devido aos usos que se pode dar à filogênese cultural bem confirmada. Uma forma mais fácil de ilustrar seu valor é através de um exemplo simples. Ao olharmos para as coisas, uma maneira razoável (embora falível) de descobrir relações causais é procurar por correlações. Se, por exemplo, as pessoas que fumam desenvolvem câncer de pulmão com frequência, e pessoas com câncer de pulmão geralmente são fumantes, então temos boa evidência de que fumar causa câncer de pulmão (ou talvez que o câncer de pulmão cause a prática de fumar). Mas pode haver correlações fortes que não indicam causação. Se, por exemplo, descobrimos que há em animais uma forte correlação entre mugir e produzir grande quantidade de leite, não deveríamos concluir que uma coisa causa a outra. O mugido e a produção de leite estão juntos porque as criaturas em questão compartilham ancestrais comuns que mugiam e davam leite. De fato, no caso das vacas essa ancestralidade comum é tão óbvia que dificilmente notamos o quanto ela informa a nossa inferência causal. A filogênese cultural não é óbvia, contudo. Russell Gray, dentre outros, têm há muito argumentado que quando as entendermos melhor, o nosso conhecimento da filogênese poderá então confirmar, ou infirmar, hipóteses causais feitas com base em correlação.

Gray e Watts (2017), por exemplo, têm examinado cuidadosamente aquilo que às vezes é chamado de hipótese da punição sobrenatural. É a hipótese de que a crença em deuses poderosos que infligem punições aos malfetores tende a se desenvolver em sociedades mais capazes de aproveitar os frutos da cooperação (*vide* NORENZAYAN *et al.*, 2016). Gray e Watts novamente nos alertam para o fato de que a mera correlação entre sociedades que acreditam em “deuses altamente moralizantes” e várias medidas de complexidade social não é forte o bastante para estabelecer a hipótese da punição sobrenatural. Temos também de levar em conta as consequências potencialmente surpreendentes da ancestralidade compartilhada entre as sociedades estudadas. Gray e Watts usam dados austronésios para argumentar que a crença em deuses altamente moralizantes tende a ser adquirida após, e não antes de, a emergência da complexidade política; assim, esses dados, sugerem eles, enfraquecem a ideia de que deuses altamente moralizantes guiam essa forma de complexidade. Dito isso, eles encontram algum apoio para uma hipótese da punição sobrenatural mais fraca baseada na crença em intervenções punitivas de espíritos naturais, espíritos ancestrais e heróis míticos, tanto quanto em deuses altamente moralizantes. De acordo com eles, esse tipo de crença facilitou

“o surgimento da complexidade política” sem que tenha “ajudado a mantê-la” (2017, p. 7848). Trabalhos desse tipo indicam o potencial da filogenética cultural de informar hipóteses amplas sobre não apenas os padrões, mas também sobre os processos causais que têm marcado a história cultural da nossa espécie.

13 O conceito de cultura na evolução cultural

Como os teóricos no campo da evolução cultural entendem o que é a “cultura”? (*vide* DRISCOLL 2017). A definição de Richerson e Boyd (2005) é bastante representativa na área, e é espelhada em definições oferecidas por Mesoudi (2011) e Henrich (2015). A cultura, dizem eles, é “informação capaz de afetar o comportamento dos indivíduos que a adquirem de outros membros de sua espécie através do ensino, da imitação e de outras formas de aprendizagem social” (RICHERSON; BOYD, 2005, p. 5). Isso levanta a questão adicional sobre o que se quer dizer por “aprendizagem social”. Numa importante revisão bibliográfica sobre a evolução cultural, Henrich oferece uma definição dessa noção central na teoria evolutiva da cultura e da noção de “aprendizagem individual” a qual ela é geralmente contrastada:

[...] a aprendizagem social se refere ao aprendizado do indivíduo, a qualquer momento, que influenciado pelos outros, e inclui diversas formas de processos psicológicos. A aprendizagem individual se refere a situações nas quais os indivíduos aprendem através da observação e interação direta com seu ambiente [...] (HENRICH, 2015, p. 12)

Uma consequência desse modo de se definir as coisas (uma consequência explicitamente reconhecida por Henrich) é que os dois termos, “aprendizagem social” e “aprendizagem individual”, não são exclusivos. Numa espécie como a nossa quase nunca acontece de um indivíduo aprender livre da influência dos outros. Mesmo em casos extremos em que aprendemos através da sondagem do entorno longe da companhia social, praticamente todos os aspectos do ambiente com os quais interagimos – e, por conseguinte, aquilo que aprendemos a partir do ambiente – já foi afetado pelas ações passadas de outras pessoas. As estruturas e conteúdos das nossas moradias e locais de trabalho, as constituições das plantas domesticadas

e dos animais com os quais interagimos, os ambientes cultivados e modificados nos quais vivemos, tudo foi afetado pelas atividades dos nossos predecessores.

A sobreposição entre as formas individual e social de aprendizagem é importante para a pesquisa tanto com espécies não-humanas quanto humanas. O grupo de chimpanzés selvagens estudados por Hobaiter *et al.* (2014) começou a desenvolver um novo comportamento: eles previamente tinham usado “esponjas”, feitas a partir de folhas mastigadas, para absorver água potável. Então, algum deles começou a fazer essas esponjas com musgos. Os pesquisadores viram um indivíduo desenvolver esse comportamento porque ele reutilizou uma esponja de musgo velha, previamente descartada por outro chimpanzé. Por um lado, esse é um caso claro de aprendizagem individual: do ponto de vista do chimpanzé a esponja descartada era simplesmente algo que ele calhou de encontrar por ali. Por outro lado, é também um caso patente de aprendizagem social de acordo com a definição de Henrich, pois a ação passada de outro chimpanzé facilitou imensamente o esforço inventivo para descobrir que o musgo poderia ser usado como esponja. Não é surpresa que esse estudo seja parte de “uma bibliografia crescente que refuta uma distinção forte entre aprendizagem individual e social” (2014). Na medida em que essa distinção se torna pouco nítida, a questão sobre em que consiste a cultura se torna menos clara (LEWENS, 2017). Pois há vários modos pelos quais as atividades de uma geração – alterando ou mantendo estáveis as características dos ambientes técnico, social e biótico – podem ter influência sobre aquilo que os indivíduos das gerações seguintes acabam por aprender.

Esses fenômenos são reconhecidos por vários teóricos proeminentes da evolução cultural. Laland *et al.* enfatizam esse tema em seu trabalho sobre construção de nichos, isto é, o papel dos organismos na moldagem de seus ambientes, ao observarem que “herdamos um mundo feito [...] É a nossa herança ecológica e cultural” (2001). O trabalho de Sterelny sobre a evolução da cognição (*vide* STERELNY, 2012) também dá ênfase àquilo que ele às vezes chama de “aprendizagem facilitada” [*scaffolded learning*]. Assim, como os chimpanzés de Hobaiter e colegas, aprendizes humanos leigos, desprovidos de habilidades ou ignorantes podem ter seus esforços epistêmicos imensamente facilitados pelos modos nos quais os ambientes em que eles aprendem estão infestados pelos frutos das atividades passadas dos mais experientes.

Henrich também observa que “[...] as formas menos sofisticadas de aprendizagem social ocorrem simplesmente como um subproduto de se estar rodeado pelos outros e de se empenhar na aprendizagem individual”. Ele reserva

o termo “aprendizagem cultural” para a “subclasse mais sofisticada de capacidades de aprendizagem social nas quais os indivíduos procuram adquirir informação dos outros [...]” (2015, p. 12-13). Os críticos desses comentários finais (*vide* CLARKE; HEYES, 2017) pedem que procuremos por mais informação detalhada sobre a aprendizagem individual – que, como vimos, ocorre em ambientes oportunamente estruturados – ser de fato menos sofisticada do que as formas de aprendizagem ligadas diretamente aos comportamentos de outrem. Precisamos perguntar se há uma forma adicional de sofisticação nos mecanismos cognitivos que sustentam a aprendizagem social (comparada à individual), e também se a aprendizagem social tem uma funcionalidade maior, especificamente no que diz respeito à geração de comportamentos, tecnologias, normas e instituições cada vez mais refinados ao longo da população. São esses exatamente os tipos de questões para as quais os métodos do trabalho sobre a evolução cultural – que combinam a modelagem populacional com o trabalho em ciência cognitiva – podem responder adequadamente.

Referência bibliográfica

- BARRETT, P., GAUTREY, P., HERBERT, S., KOHN, D., & SMITH, S., 1987, *Charles Darwin's Notebooks, 1836–1844*, Cambridge: Cambridge University Press.
- BIRCH, J., 2018, *The Philosophy of Social Evolution*, Oxford: Oxford University Press.
- BOYD, R., & RICHERSON, P., 1985, *Culture and the Evolutionary Process*, Chicago: University of Chicago Press.
- BOYD, R., & RICHERSON, P., 2000, “Memes: Universal Acid or a Better Mousetrap?”, in *Darwinizing Culture*, R. Aunger (ed.), Oxford: Oxford University Press, pp. 143–162.
- BOYD, R., & RICHERSON, P., 2009, “Culture and the Evolution of Human Cooperation”, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 3281–3288.
- BUSKELL, A., 2017, “What are Cultural Attractors?”, *Biology and Philosophy*, 32: 377–394.
- CAVALLI-SFORZA, L., & FELDMAN, M., 1981, *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*, Princeton: Princeton University Press.
- CLAIDIERE, N., SCOTT-PHILLIPS, T., & SPERBER, D., 2014, “How Darwinian is Cultural Evolution?”, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 369: 20130368. doi: 10.1098/rstb.2013.0368

- CLARKE, E., & HEYES, C., 2017, "The Swashbuckling Anthropologist: Henrich on the Secret of Our Success", *Biology and Philosophy*, 32: 289–305.
- DARWIN, C., 1859, *The Origin of Species*, First Edition, with an Introduction by Ernst Mayr, Harvard: Harvard University Press, 1964.
- DARWIN, C., 1877, *The Descent of Man*, second edition, with an introduction by Adrian Desmond and James Moore, London: Penguin, 2004.
- DAWKINS, R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.
- DEACON, T., 1997, *The Symbolic Species*, London: Allen Lane.
- DRISCOLL, C., 2017, "The Evolutionary Culture Concepts", *Philosophy of Science*, 84: 35–55.
- GODFREY-SMITH, P., 2009, *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- GODFREY-SMITH, P., 2012, "Darwinism and Cultural Change", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 2160–2170.
- GOULD, S. J., 1988, *An Urchin in the Storm*, New York: Norton.
- GRAY, R., GREENHILL, S. J., & ROSS, R. M., 2007 "The Pleasures and Perils of Darwinizing Culture (with Phylogenies)", *Biological Theory*, 2: 360–375.
- GRAY, R., & WATTS, J., 2017, "Cultural Macroevolution Matters", *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)*, 114: 7846–7852.
- GRIFFITHS, P., 2001, "Genetic Information: A Metaphor in Search of a Theory", *Philosophy of Science*, 68: 394–412.
- HARRIS, P. L. & CORRIVEAU, K. H., 2011 "Young Children's Selective Trust in Informants", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 1179–1187.
- HENRICH, J., 2015, *The Secret of Our Success: How Culture is Driving Human Evolution*, Princeton: Princeton University Press.
- HENRICH, J., & BOYD, R., 2002, "Culture and Cognition: Why Cultural Evolution Does Not Require Replication of Representations", *Culture and Cognition*, 2: 87–112.
- HENRICH, J., & BOYD, R., 2008, "Five Misunderstandings about Cultural Evolution", *Human Nature*, 19: 119–137.
- HENRICH, J. & BROESCH, J., 2011, "On the Nature of Cultural Transmission Networks: Evidence from Fijian Villages for Adaptive Learning Biases", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 1139–1148.
- HEYES, C., 2012, "Grist and Mills: On the Cultural Origins of Cultural Learning", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 2181–2191.

- HEYES, C., 2018, *Cognitive Gadgets: The Cultural Evolution of Thinking*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- HOBATER, C., et al., 2014, "Social Networks Analysis Shows Direct Evidence for Social Transmission of Tool Use in Wild Chimpanzees", *PLoS Biology*, 12(9): e1001960. doi: 10.1371/journal.pbio.1001960
- HOUKES, W., 2012, "Population Thinking and Natural Inheritance in Dual Inheritance Theory", *Biology and Philosophy*, 27: 401–417.
- JABLONKA, E. & LAMB, M., 1995, *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*, Oxford: Oxford University Press.
- JABLONKA, E. & LAMB, M., 2005, *Evolution in Four Dimensions*, Cambridge, MA: MIT Press.
- JAMES, W., 1880, "Great Men, Great Thoughts, and the Environment", *Atlantic Monthly*, 66: 441–459.
- KLINE, M. A. & BOYD, R., 2010, "Population Size Predicts Technological Complexity in Oceania", *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2559–2564.
- KUPER, A., 2000, "If Memes are the Answer, what is the Question?", in *Darwinizing Culture*, R. Aunger (ed.), Oxford: Oxford University Press. pp. 175–188.
- LACK, D., 1954, *The Optimal Regulation of Animal Numbers*, Oxford: Oxford University Press.
- LALAND, K., 2018, *Darwin's Unfinished Symphony: How Culture Made the Human Mind*, Princeton: Princeton University Press.
- LALAND, K. & HOPPITT, W., 2003, "Do Animals Have Culture?", *Evolutionary Anthropology*, 12: 150–159.
- LALAND, K., ODLING-SMEE, J., & FELDMAN, M., 2001, "Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change", *Behavioral and Brain Sciences*, 23: 131–146.
- LEWENS, T., 2007, *Darwin*, London: Routledge.
- LEWENS, T., 2012, "Cultural Evolution: Integration and Skepticism", in *The Oxford Handbook of Philosophy of Social Science*, H. Kincaid (ed.), Oxford: Oxford University Press, pp. 458–480.
- LEWENS, T., 2015, *Cultural Evolution: Conceptual Challenges*, Oxford: Oxford University Press.
- LEWENS, T., 2017, "Human Nature, Human Culture: The Case of Cultural Evolution", *Interface Focus*, 7: 20170018.
- LORENZ, K., 1941, "Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie", *Blätter für Deutsche Philosophie*, 15: 94–125. English translation

- entitled “Kant’s Doctrine of the a priori in the light of contemporary biology”, in H.C. Plotkin, ed. *Learning, Development and Culture: Essays in Evolutionary Epistemology* (1982) Chichester: Wiley, 121–143.
- LUMSDEN, C., & Wilson, E. O., 1981, *Genes, Mind and Culture: The Coevolutionary Process*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MACE, R. & HOLDEN, C. J., 2005, “A Phylogenetic Approach to Cultural Evolution”, *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 116–121.
- MAYNARD SMITH, J., & SZATHMARY, E., 1995, *The Major Transitions in Evolution*, Oxford: W. H. Freeman/Spektrum.
- MAYR, E., 1982, *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MESOUDI, A., 2011, *Cultural Evolution: How Darwinian Theory can Explain Human Diversity and Synthesize the Social Sciences*, Chicago: University of Chicago Press.
- MORIN, O., 2016, *How Traditions Live and Die*, Oxford: Oxford University Press.
- NORENZAYAN, A., et al., 2016, “The Cultural Evolution of Prosocial Religions”, *Behavioral and Brain Sciences*, 39. doi: 10.1017/S0140525X14001356
- O’BRIEN, M. J., LYMAN, R. L., MEDOUDI, A. & VAN POOL, T. L., 2010, “Cultural Traits as Units of Analysis”, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 3797–3806.
- OKASHA, S., 2006, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- OYAMA, S., 2000, *The Ontogeny of Information*, Second Edition, Duke University Press.
- READ, D., 2006, “Tasmanian Knowledge and Skill: Maladaptive Imitation or Adequate Technology?”, *American Antiquity*, 71: 164–184.
- RENDELL, L., & WHITEHEAD, H., 2001, “Culture in Whales and Dolphins”, *Behavioral and Brain Sciences*, 24: 309–324.
- RICHERSON, P., & BOYD, R., 2005, *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*, Chicago: University of Chicago Press.
- RICHERSON, P., et al., 2016, “Cultural Group Selection Plays an Essential Role in Explaining Human Cooperation: A Sketch of the Evidence”, *Behavioral and Brain Sciences*, 39. doi: 10.1017/S0140525X1400106X, e30
- SHENNAN, S., 2009, “Canoes and Cultural Evolution”, *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)*, 105: 3175–3176.
- SHENNAN, S., 2011, “Descent with Modification and the Archaeological Record”, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 1070–1079.

- SOBER, E., 1991, "Models of Cultural Evolution" in *Trees of Life: Essays in the Philosophy of Biology*, P. Griffiths (ed.), Kluwer. pp. 477–492.
- SPERBER, D., 1996, *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*, London: Wiley.
- SPERBER, D., 2000, "An Objection to the Memetic Approach to Culture", in *Darwinizing Culture*, R. Aunger (ed.), Oxford: Oxford University Press. pp. 163–173.
- STEGMANN, U., 2004, "The Arbitrariness of the Genetic Code", *Biology and Philosophy* 19: 202–222.
- STERELNY, K., 2001, "Niche Construction, Developmental Systems and the Extended Replicator", in *Cycles of Contingency*, R. Gray, P. Griffiths and S. Oyama (eds.), Cambridge: MIT Press. pp. 329–349.
- STERELNY, K., 2003, *Thought in a Hostile World*, Oxford: Blackwell.
- STERELNY, K., 2006a, "Memes Revisited", *British Journal for the Philosophy of Science* 57: 145–165
- STERELNY, K., 2006b, "The Evolution and Evolvability of Culture", *Mind and Language*, 21: 137–165.
- STERELNY, K., 2007, "Snafus: An Evolutionary Perspective", *Biological Theory*, 2: 317–328.
- STERELNY, K., 2012, *The Evolved Apprentice: How Evolution made Humans Unique*, Cambridge, MA: MIT Press.
- STERELNY, K., 2017, "Cultural Evolution in California and Paris", *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 62: 42–50.
- STERELNY, K., & GRIFFITHS, P., 1999, *Sex and Death: An Introduction to the Philosophy of Biology*, Chicago: University of Chicago Press.
- TOOBY, J., & COSMIDES, L., 1992, "The Psychological Foundations of Culture", in *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*, J. Barkow, L. Cosmides, and J. Tooby (eds.), Oxford: Oxford University Press. pp. 19–136.
- WHITEN, A., et al., 1999, "Cultures in Chimpanzees", *Nature*, 399: 682–685.
- WIMSATT, W., 1999, "Genes, Memes, and Cultural Heredity", *Biology and Philosophy*, 14: 279–310.

Sobre o editor e tradutor

L. H. Marques Segundo: Pesquisador vinculado à Associação Brasileira de Filosofia da Religião (ABFR), membro dos grupos de pesquisa Investigação Filosófica e Lógica Ladeira Abaixo (LLA). Doutor em Filosofia pela UFSC. Trabalha nas áreas de interseção entre epistemologia, metafísica e filosofia da ciência. Interessa-se, também, por abordagens evolutivas à cultura e à moralidade. E-mail: luizhelveciosesegundo@gmail.com.

Sobre os revisores

Cássia Regina Vieira Araújo: Graduada e mestre em ciências biológicas pela Universidade Federal de Ouro Preto.

Deborah Aragão Soares: Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Ceará (2010), mestre em Botânica pela Universidade Federal de Viçosa (2013) e doutora em Biologia Vegetal pela Universidade Federal de Minas Gerais. Tem experiência na área de Botânica, com ênfase em morfologia e anatomia vegetal, atuando principalmente na anatomia ecológica de plantas da caatinga, anatomia aplicada à taxonomia do gênero *Croton* (Euphorbiaceae) e vascularização e ontogenia floral da família Lauraceae.

Gabriela Guerra Leal de Souza: Possui mestrado (2004) e doutorado (2008) em Ciências Biológicas (Fisiologia) pelo Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho - UFRJ e pós-doutorado pelo Instituto de Psiquiatria - UFRJ (2009). Atualmente

é professora associada III do Departamento de Ciências Biológicas na Universidade Federal de Ouro Preto - UFOP e pesquisadora vinculada aos programas de pós-graduação em Ciências Biológicas, e em Saúde e Nutrição da UFOP. É membro da Sociedade Brasileira de Neurociências e Comportamento (SBNeC). É fundadora e chefe do Laboratório de Psicofisiologia. É fundadora e coordenadora das Andorinhas: Rede de Mulheres da UFOP. Tem experiência na área de Neurociências, com ênfase em Neurobiologia da Emoção, utilizando parâmetros relacionados ao sistema nervoso autônomo e somático, além de questionários. É mãe da Giovanna (6 anos) e do Benício (2 anos).

Perciliany Martins de Souza: Graduada em Educação Física Bacharelado (2013) e Licenciatura (2015) pela Universidade Federal de Ouro Preto. Mestre em Ciências Biológicas na área de Bioquímica Metabólica e Fisiológica (2017). Atualmente é aluna de doutorado do programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Ouro Preto, onde realiza suas pesquisas no laboratório de Psicofisiologia.





DISSERTATIO
FILOSOFIA