

Filosofia e História da Biologia  
vol. 11, n° 2, 2016

Dossiê sobre História e Filosofia da  
Ecologia e suas interfaces com a ecologia  
teórica e o ensino de ecologia



Associação Brasileira de  
Filosofia e História da  
Biologia – ABFHiB

# Filosofia e História da Biologia

Volume 11, número 2

Dossiê sobre História e Filosofia da Eco-  
logia e suas interfaces com a ecologia  
teórica e o ensino de ecologia

Jul.-Dez. 2016

Associação Brasileira de Filosofia e  
História da Biologia – ABFHIB  
<http://www.abfhib.org>

**DIRETORIA DA ABFHIB (GESTÃO 2015-2017)**

**Presidente:** Aldo Mellender de Araújo (UFRGS)

**Vice-Presidente:** Charbel N. El-Hani (UFBA)

**Secretário:** Ana Paula Oliveira Pereira de Moraes Brito

**Tesoureira:** Maria Elice Brzezinski Prestes (USP)

**Conselheiros:** Anna Carolina Krebs P. Regner (ILEA-UFRGS)

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins (FFCLRP-USP)

Nelio Marco Vincenzo Bizzo (USP)

Ricardo Francisco Waizbort (Instituto Oswaldo Cruz)

A Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia (ABFHIB) foi fundada no dia 17 de agosto de 2006, durante o *IV Encontro de Filosofia e História da Biologia*, realizado na Universidade Presbiteriana Mackenzie, em São Paulo, SP. O objetivo da ABFHIB é promover e divulgar estudos sobre a filosofia e a história da biologia, bem como de suas interfaces epistêmicas, estabelecendo cooperação e comunicação entre todos os pesquisadores que a integram.

*Filosofia e História da Biologia*

**Editores:** Lilian Al-Chueyr Pereira Martins (FFCLRP-USP)

Maria Elice Brzezinski Prestes (USP)

**Editor associado:** Roberto de Andrade Martins (UEPB)

**Conselho editorial:** Aldo Mellender de Araújo (UFRGS), Ana Maria de Andrade Caldeira (UNESP), Anna Carolina Regner (ILEA-UFRGS), Charbel Niño El-Hani (UFBA), Douglas Allchin (UM-EUA), Gustavo Caponi (UFSC), Marisa Russo (UNIFESP), Marsha L. Richmond (WSU-EUA), Maurício de Carvalho Ramos (USP), Nadir Ferrari (UFSC), Nelio Bizzo (USP), Pablo Lorenzano (UBA, Argentina), Palmira Fontes da Costa (UNL, Portugal), Ricardo Waizbort (Instituto Oswaldo Cruz), Sander Gliboff (IU-EUA), Susana Gisela Lamas (UNLP, Argentina)

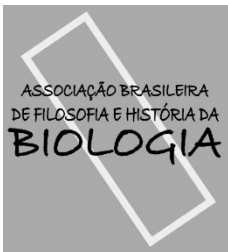
ISSN 1983-053X

# Filosofia e História da Biologia

Volume 11, número 2

Dossiê sobre História e Filosofia da Eco-  
logia e suas interfaces com a ecologia  
teórica e o ensino de ecologia

Jul.-Dez. 2016



## Filosofia e História

da **Biologia** – Dossiê sobre  
História e Filosofia da Ecologia e  
suas interfaces com a ecologia  
teórica e o ensino de ecologia

V. 11, n. 2, jul.-dez. 2016

homepage /  
e-mail da revista:

[www.abfhib.org/FHB/index.html](http://www.abfhib.org/FHB/index.html)  
[fil-hist-biol@abfhib.org](mailto:fil-hist-biol@abfhib.org)

## ABFHiB

Associação Brasileira de Filosofia e  
História da Biologia

Caixa Postal 11.461  
05422-970 São Paulo, SP  
[www.abfhib.org](http://www.abfhib.org)  
[admin@abfhib.org](mailto:admin@abfhib.org)

Copyright © 2016 ABFHiB

Nenhuma parte desta revista pode ser  
utilizada ou reproduzida, em qualquer  
meio ou forma, seja digital, fotocópia,  
gravação, etc., nem apropriada ou  
estocada em banco de dados, sem a  
autorização da ABFHiB.

Publicada com apoio da  
Fundação de Amparo à Pesquisa do  
Estado de São Paulo (FAPESP)

Direitos exclusivos desta edição:  
Booklink Publicações Ltda.  
Caixa Postal 33014  
22440-970 Rio de Janeiro, RJ  
Fone 21 2265 0748  
[www.booklink.com.br](http://www.booklink.com.br)  
[booklink@booklink.com.br](mailto:booklink@booklink.com.br)

---

Filosofia e História da Biologia. Dossiê sobre História e Filosofia da Ecologia e suas interfaces com a ecologia teórica e o ensino de ecologia. Vol. 11, número 2 (jul.-dez. 2016). São Paulo, SP: ABFHiB, São Paulo, SP: FAPESP, Rio de Janeiro, RJ: Booklink, 2016.

Semestral  
xii, 244 p.; 21 cm.  
ISSN 1983-053X

1. Biologia – história. 2. História da biologia. 3. Biologia – filosofia. 4. Filosofia da biologia. 5. História da Ecologia. 6. Filosofia da Ecologia. I. Martins, Lílian Al-Chueyr Pereira. II. Prestes, Maria Elice Brzezinski. III. Martins, Roberto de Andrade. IV. Filosofia e História da Biologia. V. Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia, ABFHiB.

CDD 574.1 / 574.9

---

*Filosofia e História da Biologia* é indexada por:

**Clase** - <http://dgb.unam.mx/index.php/catalogos>

**Historical Abstracts** - <http://www.ebscohost.com/academic/historical-abstracts>

**Isis Current Bibliography** - <http://www.ou.edu/cas/hsci/isis/website/index.html>

**Latindex** - <http://www.latindex.unam.mx/buscador/ficRev.html?opcion=1&folio=20393>

**Philosopher's Index** - <http://philindex.org/>

# Sumário

Fernanda da Rocha Brando e Charbel El-Hani	viii
“Apresentação: Dossiê sobre História e Filosofia da Ecologia e suas interfaces com a ecologia teórica e o ensino de ecologia”	
“Presentation: Dossier on History and Philosophy of Ecology and its interfaces with theoretical ecology and ecology teaching”	
Carolina Inés García e Guillermo Denegri	137
“El aporte de la epistemología mecanística para abordar los problemas metodológicos y ontológicos de la ecología”	
“The contribution of epistemology mechanisms to address the methodological and ontological problems ecology”	
Danilo Boscolo, Patricia Alves Ferreira e Luciano Elsinor Lopes	157
“Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional na ecologia de paisagens”	
“From matrix to hue: towards a functional approach in Landscape Ecology”	
Danilo Seithi Kato e Lilian Al-Chueyr Pereira Martins	189
“A ‘sociologia de plantas’: Arthur George Tansley e o conceito de ecossistema (1935)”	
“The ‘sociology of plants’: Arthur George Tansley and the concept of ecosystem (1935)”	
Gustavo Caponi	203
“Subordinación explicativa de la construcción de nichos a la selección natural”	
“Explanatory subordination of niche construction to natural selection”	

Job Antonio Garcia Ribeiro, Guilherme do Amaral Carneiro e Osmar Cavassan	221
“Os estilos de pensamento sobre a biodiversidade na História da Ecologia”	
“The thought styles about biodiversity in the History of Ecology”	
Marcos Madeira Piqueras, Fernanda da Rocha Brando, Patricia da Silva Nunes e Osmar Cavassan	241
“Frederic Edward Clements e Henry Allan Gleason: a con- trovêrsia sobre sucessão ecológica”	
“Frederic Clements and Henry Allan Gleason: the contro- versy on the ecological succession”	
Nei de Freitas Nunes-Neto, Cristian Saborido, Charbel N. El-Hani, Blandina Viana and Alvaro Moreno	259
“Function and normativity in social-ecological systems”	
“Função e normatividade em sistemas sócio-ecológicos”	
Nei de Freitas Nunes-Neto, Ricardo Santos do Carmo and Charbel N. El-Hani	289
“Biodiversity and ecosystem functioning: an analysis of the functional discourse in contemporary ecology”	
“Biodiversidade e funcionamento ecossistêmico: uma análi- se do discurso funcional na ecologia contemporânea”	
Thais Benetti de Oliveira, Fernanda da Rocha Brando, Tiana Kohlsdorf e Ana Maria de Andrade Caldeira	323
“Eco-Evo-Devo: uma (re)leitura sobre o papel do ambiente no contexto das Ciências Biológicas”	
“Eco-Evo-Devo: a (re)reading of the environment’s role in the context of Biological Science”	
Thomas Levinsohn	347
“Primórdios da ciência ecológica no Brasil colonial e imperial”	
“Beginnings of ecological science in colonial and imperial Brazil”	

## Apresentação

### **Dossiê sobre História e Filosofia da Ecologia e suas interfaces com a ecologia teórica e o ensino de ecologia**

A história e a filosofia da ecologia era, até meia década atrás, uma área menos desenvolvida do que outros campos da história e filosofia da biologia. Em anos recentes, contudo, as pesquisas históricas e filosóficas dedicadas à ecologia sofreram substancial incremento, como pode ser visto na quantidade crescente de artigos nos últimos encontros da International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB, ver <http://www.ishpssb.org/>), bem como em periódicos especializados.

Em contraste com campos como a história e a filosofia da física ou da química, que são bem demarcados da física teórica ou da química teórica, a história e a filosofia da biologia é bastante próxima da biologia teórica, sendo frequente, por exemplo, autores que fazem tanto contribuições que examinam questões biológicas de uma perspectiva histórica e/ou epistemológica, quanto contribuições que visam construir avanços teóricos da própria biologia. É claro que a distinção das duas empreitadas é importante, tendo em vista que a atitude e os métodos que cabem num trabalho de biologia teórica podem não caber igualmente num trabalho de história e filosofia da biologia, e vice versa. Mas, feita esta ressalva, é difícil negar que tem sido produtivo o diálogo continuado entre pesquisas históricas, filosóficas e teóricas no campo da biologia. Outra aproximação muito fértil tem sido aquela entre história, filosofia e ensino de biologia, como mostram os muitos trabalhos nos encontros do International History, Philosophy, and Science Teaching Group (<http://www.ihpst.net/>) e no periódico Science & Education.



Não há qualquer motivo, decerto, para que essas produtivas fertilizações cruzadas não se mantenham na pesquisa histórica e filosófica dedicada à ecologia. Portanto, neste dossiê, estão incluídos tanto artigos que se dedicam a questões mais estritamente históricas e/ou filosóficas sobre a ecologia, quanto artigos que se situam na interface com a ecologia teórica e o ensino de ecologia.

O artigo de Carolina Inés García e Guillermo Denegri, “El aporte de la epistemología mecanística para abordar los problemas metodológicos y ontológicos de la Ecología”, oferece um exemplo de estudo que tem natureza filosófica, mas traz implicações para a pesquisa ecológica. A partir do enfoque mecanicista de Mario Bunge, eles buscam fundamentar epistemologicamente a ecologia, com o intuito de resolver problemas de caráter metodológico e ontológico que afetam a ecologia contemporânea.

No artigo “Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional para a Ecologia de Paisagens”, Danilo Boscolo, Patricia Alves Ferreira e Luciano Elsinor Lopes oferecem uma contribuição que é de natureza mais estritamente teórica. Após revisar desenvolvimentos na história da ecologia de paisagens, eles defendem o uso de modelos de paisagens baseados numa abordagem mais funcional de heterogeneidade ambiental.

O dossiê possui alguns estudos de caráter mais estritamente histórico. Em um deles, Danilo Seithi Kato e Lilian Al-Chueyr Pereira Martins abordam a proposta do conceito de ecossistemas por Tansley, em seu artigo “A ‘sociologia de plantas’: Arthur George Tansley e o conceito de ecossistema (1935). Eles se propõem a mostrar que a concepção de ecossistema em Tansley diferia daquela apresentada por seus colegas por seu enfoque materialista-mecanicista.

O artigo de Gustavo Caponi, “Subordinación explicativa de la construcción de nichos a la selección natural”, traz argumentos filosóficos que buscam defender que a construção de nichos ecológicos não é um fator evolutivo lado a lado com a seleção, mas, como a luta pela existência, está subordinada em termos explicativos à seleção natural. Pode-se notar como esse argumento, embora filosófico em sua natureza, tem implicações evidentes para a compreensão teórica do processo evolutivo, ou seja, se coloca em franco diálogo com a biologia teórica, em particular no que tange à interface entre ecologia e evolução.

Uma abordagem histórico-filosófica de diferentes interpretações sobre a biodiversidade é encontrada no artigo “Os estilos de pensamento sobre a biodiversidade na história da Ecologia”, de Job Antonio Garcia Ribeiro, Guilherme do Amaral Carneiro e Osmar Cavassan. Eles se baseiam nas contribuições de Ludwik Fleck para discutir diferentes estilos de pensamento que podem ser encontrados no interior do saber ecológico: morfológico-descriptivo, biogeográfico, sociológico-evolutivo e dinâmico.

A célebre controvérsia entre Clements e Gleason acerca da sucessão ecológica é o objeto de “Frederic Edward Clements e Henry Allan Gleason: a controvérsia sobre sucessão ecológica”, de Marcos Madeira Piqueras, Fernanda da Rocha Brando, Patricia da Silva Nunes e Osmar Cavassan. A conclusão a que chegam é a de que as diferenças existentes na formação dos dois cientistas, bem como o contexto político dos Estados Unidos na virada do século XX, podem ter contribuído para acirrar suas divergências sobre o fenômeno sucessional, assim como para a maior aceitação e difusão das ideias de Clements.

No artigo “Function and normativity in social-ecological systems”, Nei de Freitas Nunes-Neto, Cristian Saborido, Charbel N. El-Hani, Blandina Viana e Alvaro Moreno também buscam dar contribuições à teoria ecológica, ao discutir de um ponto de vista filosófico três aspectos dos sistemas sociais-ecológicos, funcionalidade, organização e normatividade, a partir de abordagens organizacionais da filosofia da biologia e ecologia, as quais foram recentemente aplicadas a uma compreensão da função ecológica.

Outro artigo que dialoga com a ecologia teórica é “Biodiversity and ecosystem functioning: an analysis of the functional discourse in contemporary ecology”, de Nei de Freitas Nunes-Neto, Ricardo Santos do Carmo e Charbel N. El-Hani. Eles analisam o discurso funcional na ecologia contemporânea, principalmente nas pesquisas sobre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico, identificando quatro usos mais salientes do conceito de função e discutindo seus pressupostos epistemológicos e suas consequências.

Thais Benetti de Oliveira, Fernanda da Rocha Brando, Tiana Kohlsdorf e Ana Maria de Andrade Caldeira, em seu artigo “Eco-Evo-Devo: uma (re) leitura sobre o papel do ambiente no contexto das Ciências Biológicas”, discutem o papel atribuído ao ambiente na biologia evolutiva contemporânea, considerando que ele

não está envolvido somente no estabelecimento de regimes seletivos, mas também em processos indutores de variação fenotípica dentro das populações. Este é outro artigo que tem implicações para a biologia teórica.

A história da ecologia no Brasil tem sido pouco explorada. É importante então que essa lacuna seja preenchida pelo artigo de Thomas M. Lewinsohn, “Primórdios da ciência ecológica no Brasil colonial e imperial”, completando os estudos históricos deste dossiê. Focando no século XIX, ele não detecta uma protoecologia estruturada no Brasil até o fim desse século. De qualquer modo, ele relata achados surpreendentes, como o cálculo, feito em um trabalho de 1851, da área verde necessária para neutralizar as emissões de carbono no Rio de Janeiro.

Fernanda da Rocha Brando (FFCLRP-USP)

Charbel Niño El-Hani (UFBA)

Editores do dossiê sobre História e Filosofia da Ecologia e suas interfaces com a ecologia teórica e o ensino de ecologia

A capa deste fascículo de *Filosofia e História da Biologia* apresenta uma prancha colorida da obra:

*Rocky mountain flowers: an illustrated guide for plantlovers and plant-users* de 1914, de Frederic Edward Clements and Edith Schwartz Clements.

Como se lê na própria prancha, Edith é a autora da ilustração.



# El aporte de la epistemología mecanística para abordar los problemas metodológicos y ontológicos de la ecología

---

Carolina Inés García \*  
Guillermo Denegri #

---

**Resumen:** Este trabajo se propone analizar y brindar una posible solución a algunos problemas metodológicos y ontológicos que tiene la ecología contemporánea. La finalidad de este trabajo consiste en realizar una fundamentación epistemológica de la ecología, que le pueda ser útil y una herramienta práctica para la investigación concreta en la disciplina. En la investigación ecológica contemporánea aparecen principalmente dos vertientes metodológicas dominantes, una empirista que es la posición más extendida debido a que resulta una herramienta útil para predecir y solucionar en algunos casos los actuales problemas ambientales. La otra, de corte racionalista se encuentra menos extendida en la investigación ecológica y su principal problema reside en que su modo de proceder es contradictorio con el propio objeto de estudio de las ciencias fácticas, debido a que la prueba de hipótesis es de carácter fenomenológico. Desde este trabajo se pretende fundamentar epistemológicamente a la ecología utilizando el enfoque mecanicista de Mario Bunge, ya que permite resolver los problemas de carácter metodológicos y ontológicos a través de una posición moderada que contiene las ventajas de ambos enfoques.

**Palabras clave:** Ecología; Epistemología; Ontología; Mario Bunge

---

\* Carolina Inés García. Laboratorio de Zoonosis Parasitarias. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3250. Mar del Plata. E-mail: carolinagarcia49@gmail.com

# Guillermo Denegri. Laboratorio de Zoonosis Parasitarias. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. Centro Científico Tecnológico Mar del Plata. Funes 3250. Mar del Plata. E-mail: gdenegri@mdp.edu.ar

## The contribution of epistemology mechanisms to address the methodological and ontological problems ecology

**Abstract:** This paper will analyze and provide a possible solution to methodological and ontological problems of contemporary ecology. The purpose of this paper is to offer an epistemological foundation of ecology, as a useful and practical tool for specific research in the discipline. In contemporary ecological research there are two key methodological approaches, an empiricist approach which is the most extended position because it is a useful tool for predicting and solving in some problems in current environmental issues. The other one is a rationalist approach, which is less widespread in ecological research and its main problem is that its way of proceeding is inconsistent with the object of study of factual science itself, because testing hypothesis has a phenomenological aspect. This work will offer an epistemological foundation of ecology using Mario Bunge's mechanistic approach, since it enables the solution of methodological and ontological problems by means of a moderate position that contains.

**Key-words:** Ecology; Epistemology; Ontology; Mario Bunge

### 1 INTRODUCCIÓN

El propósito fundamental de la investigación ecológica es describir, explicar y predecir los fenómenos naturales a escala de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Begon, Harper & Towssend, 2008). La ecología desea comprender las consecuencias que tiene la interacción entre distintos tipos de organismos sobre la supervivencia y la reproducción de los mismos y también desea establecer la manera en que el ambiente variable afecta la supervivencia y reproducción de esos organismos (Marone & Bunge, 1998; Jaksic, 2000; Medel, Aizen & Zamora, 2009; Marone & González del Solar, 2000; Marone *et al.*, 2002; Marone, López de Casenave & González del Solar, 2007; Marone & Galetto, 2011).

Sin embargo, la ecología tiene dificultades para establecer leyes generales, que como señala McIntosh (1982) y Bell (1992) se debe, a la complejidad y a la diversidad de los sistemas que constituyen su dominio y es justamente la variedad de hábitat a hábitat y de taxas a taxas la que frustra la búsqueda de regularidades ecológicas y una teoría satisfactoria, dando lugar a continuas controversias.

En segundo lugar, la complejidad y diversidad de los sistemas ecológicos es acompañada de la vaguedad y ambigüedad conceptual, por ejemplo, conceptos claves para la disciplina como: *comunidad, equilibrio, estabilidad y balance*, resultan confusos (McIntosh, 1982; Shrader-Frechette & McCoy, 1993; Bolnick *et al.*, 2003) y esto constituye un impedimento para el desarrollo de una teoría general en ecología.

En tercer lugar, otro de los problemas que surge de la complejidad y diversidad de los sistemas ecológicos es la dificultad de hacer experimentos de campos (Carpenter *et al.*, 1995), ya que estos no pueden ser replicables y las variables y parámetros son difíciles o imposible de controlar. Además, sumado a esto se encuentran las dificultades para realizar estudios experimentales y no experimentales a largo plazo que proveyeran de conocimientos más sólidos, más completos y más profundos, y por lo tanto dieran apoyo a las teorías, a las hipótesis y a los términos teóricos de forma más concluyente.

Finalmente, la complejidad y diversidad de los sistemas ecológicos dificulta su clasificación en tipos o especies definidas. Una teoría general sobre los sistemas ecológicos de un cierto tipo resulta posible, si hay sistemas ecológicos que poseen las mismas leyes (Peters, 1991; Marone & Bunge, 1998; Lawton, 1999; Colyvan, 2003; Martínez del Rio & Middleton, 2010).

Debido a la complejidad del objeto de estudio de la ecología y a los desacuerdos reinantes entre los ecólogos, esta disciplina presenta problemas metodológicos y ontológicos (Mahner & Bunge, 1997; Bunge 2004; Looijen, 2000). Desde la propuesta de este trabajo, la ecología sólo podrá madurar y progresar científicamente, si se propone describir, explicar y predecir los fenómenos naturales, a través de investigaciones de largo plazo (Lawton, 1999; Simberloff, 2004) que puedan analizar el fenómeno ecológico de manera más profunda y más completa, sobre la base de la metodología mecanística y de la ontología sistemista propuesta por Mario Bunge (1959, 1997b, 1999c).

El propósito fundamental de este trabajo es analizar los distintos enfoques epistemológicos (empirista, racionalista y racioempirista o empiriorracionalista) y ontológicos (individualista, holista y sistemista) presentes en la investigación en ecología y proponer una posible



solución a los problemas metodológicos y ontológicos través de la metodología mecanística y de la ontología sistematista propuesta por Mario Bunge.

## **2 ALGUNAS RAZONES POR LAS CUALES RESULTA NECESARIO IMPLEMENTAR LA REFLEXIÓN FILÓSOFICA EN ECOLOGÍA**

La implementación de la reflexión filosófica en ecología resulta necesaria por las siguientes razones:

a) Permite ordenar y sistematizar a las teorías ecológicas a través de la elaboración de esquemas conceptuales interpretativos, para poder reconstruir sus términos teóricos, sus términos observacionales, sus leyes y sus hipótesis.

b) Hace explícito los supuestos filosóficos que se encuentran de manera tácita en ecología, pudiendo orientar al ecólogo sobre los beneficios o los perjuicios de implementar determinada doctrina filosófica.

c) Los problemas ontológicos y epistemológicos que presenta la ecología están íntimamente emparentados y devienen de la filosofía empirista pura y de la filosofía racionalista pura presentes en ecología.

d) Los temas tratados por la ecología necesitan un abordaje multidisciplinario, como por ejemplo el de la filosofía de las ciencias.

e) La filosofía de las ciencias puede ayudar a aclarar conceptos ecológicos tales como: nicho, organismo, población, especie, ecosistema, comunidad, estabilidad, equilibrio y balance, entre otros, que resultan notoriamente vagos.

f) Desde la filosofía de la ciencia se puede proponer una teoría del conocimiento y una ontología que solucionen los problemas del estatus ontológico y científico de la ecología.

## **3 EL ENFOQUE EPISTEMOLÓGICO EMPIRISTA Y ONTOLÓGICO INDIVIDUALISTA EN ECOLOGÍA**

Dentro de la metodología utilizada en la investigación ecológica, existe y está muy extendida la epistemología empirista, ya sea de manera implícita o explícita. Una de las razones por las que el empirismo está muy extendido y aceptado es porque se cree que sirve

como una herramienta útil para predecir y solucionar los problemas ambientales. Sin embargo como veremos a continuación posee más defectos que virtudes y no sirve para solucionar los problemas ontológicos, ni los problemas acerca del estatus científico de la ecología.

El enfoque epistemológico empirista se encuentra presente en la investigación ecológica cuando se buscan patrones, es decir a través de estudios puramente descriptivos focalizados en la ecología de poblaciones y de individuos, propio del enfoque ontológico individualista que considera que las comunidades y ecosistemas no tienen una existencia real, y sólo son meros agregados de organismos (Mahner & Bunge, 1997). Los estudios ecológicos de búsqueda de patrones se focalizan en aspectos de los individuos y de las poblaciones, como son, la densidad poblacional, la distribución, la historia de vida, la composición etaria, los ciclos de reproducción, la relación existente entre los organismos y el medio ambiente biótico, entre otros.

Los problemas que presenta la epistemología empirista y la ontología individualista en ecología son los siguientes:

a) El investigador siempre que selecciona aquello que le parece relevante lo hace a través de una idea directriz, una hipótesis (Mahner & Bunge, 1997), pero para el empirismo, no es posible establecer hipótesis, ya que su propio enfoque metodológico se lo impide. Siempre que se llega a una generalización inductiva, se logra a través de una hipótesis previa, una idea que guía la toma de datos, esta puede estar implícita en la investigación, pero de todos modos está presente. La razón por la cual el enfoque epistemológico empirista es incorrecto es que no existen observaciones puras y desprejuiciadas y además buena parte del conocimiento en ecología es teórico, constituido por teorías, hipótesis, términos teóricos y términos observacionales. Por lo tanto, el enfoque epistemológico empirista fracasa por desechar la vida mental que es una parte constitutiva de la ciencia.

b) El problema que presenta el método inductivo, consiste en que no puede justificar el pasaje de enunciados particulares, de Nivel I, a otros generales (leyes científicas) de Nivel II, ya que no existe ningún motivo para pasar de un segmento efectivamente conocido de la

realidad a afirmaciones acerca de sectores todavía desconocidos, ya sea por abarcar zonas fuera de nuestra experiencia o por pertenecer al pasado o al futuro. El inductivismo no puede justificar el pasaje de enunciados de Nivel I a enunciados de Nivel II, debido a que no existe ningún principio que haga de nexo y que permita dicho pasaje (Popper, 1973; Lorenzano, 1988).

c) No explica los mecanismos causales (Bunge, 1983, 1997c) que subyacen a sus generalizaciones, por lo que sus teorías son poco profundas, simples y sólo descriptivas. Abandonando de esta manera la explicación en favor de la descripción y de la predicción que sólo es útil a corto plazo. Pudiendo conducir más fácilmente a descripciones y predicciones falsas por su poca profundidad sólo se interesa por lo superficial. Además las predicciones pueden ser plausiblemente correctas y no así la teoría que la sustenta por poseer supuestos descriptivamente falsos. El problema es que no puede ofrecer una explicación adecuada de lo que sucede en la realidad y tampoco puede brindar soluciones efectivas a los problemas ecológicos, por lo que la perspectiva instrumentalista que enmascara este enfoque epistemológico no proporciona lugar para el progreso científico, en el sentido de que no tiene por finalidad la construcción de teorías realistas y representacionales.

d) La epistemología empirista, no se interesa por explicar los mecanismos causales de los fenómenos, ni las variables inobservables (Bunge 1983, 1997c). Las teorías no representacionales son más acotadas, sólo aceptan la realidad que provienen de los sentidos y no van más allá de lo observado. Por lo tanto, es menos fértil como metodología ya que no ayudan a explorar lo inobservado (Marone & Bunge, 1998). Al señalar como principio constitutivo el hecho de que no puede haber explicaciones descriptivamente realistas, ya que los supuestos que conforman a la teoría son descriptivamente falsos (por su escasa profundidad al no dar lugar al estudio de los procesos ecológicos), existe una especie de escepticismo con respecto a la posibilidad del conocimiento. Lo que trae aparejado relativismo e irracionalismo en el conocimiento ecológico.

e) Los enfoques epistemológico, empirista y ontológico individualista son antimetafísicos y la ecología no puede prescindir de cierta metafísica cuando menciona por ejemplo la existencia de

ecosistemas y comunidades o cuando crea términos, hipótesis y teorías que tratan de representar a la realidad.

f) La epistemología empirista de la ciencia torna imposible establecer criterios que permitan comparar dos teorías con predicciones correctas entre sí para establecer la superioridad de una sobre la otra, debido a que su finalidad no es la creación de teorías realistas y representacionales que contribuyan al progreso científico (Bunge 1983, 1997c). De aquí que esta epistemología se presente como irracional y relativista y por lo tanto no haya lugar para el progreso científico. La irracionalidad viene dada por la no identificación de mecanismos racionales que puedan establecer con claridad el cambio científico de teoría, esto conlleva también la falta de criterios para señalar progreso alguno en la ciencia. Otras de las formas en que se manifiesta el irracionalismo es que al poseer una teoría compuesta por supuestos descriptivamente falsa, la teoría no puede brindar una explicación satisfactoria de lo que está ocurriendo en la realidad, conduciéndonos al error y al no entendimiento de lo que está sucediendo (incertidumbre). El relativismo viene dado por el hecho de que da lo mismo la elección entre dos teorías que tengan predicciones correctas y también por el hecho de que se aleja de las explicaciones causales y de los estudios a largo plazo. Por lo que sus predicciones son relativas a múltiples explicaciones ya que es imposible saber cuál es la explicación correcta. La imposibilidad del progreso científico, vienen dado por el hecho de que las nuevas teorías no ofrecen conocimientos más profundos de los fenómenos estudiados que le permita obtener más y mejores conocimientos y comprender de forma más eficaz fenómenos que antes se consideraban incomprensibles e inexistente para las teorías previas.

g) La epistemológica empirista, al olvidarse de la explicación en favor sólo de la predicción, se hace más proclive a conducir al error y a sufrir más fácilmente refutaciones.

h) La epistemología empirista no pretende mejorar al mundo, sólo pretende obtener buenas predicciones, debido al hecho de no construir teorías explicativas acerca de las causas de los fenómenos, las cuales proporcionarían soluciones concretas a los problemas ecológicos. Sólo se pueden hacer juicios de valor y discutir

idóneamente sobre materia ecológica si se explican los mecanismos de los fenómenos ecológicos.

i) Para Bunge (1959) la definición del modelo nomológico-deductivo propuesta por Hempel, cumple con los requisitos lógicos pero no con los gnoseológicos u ontológicos de una explicación por eso ella es superficial. Bunge introduce el concepto de teoría representacional, el objeto último de la teorización científica es construir teorías representacionales que abarquen y expliquen las teorías fenomenológicas. Las teorías instrumentalistas son teorías de caja negra (Bunge, 1997b), ya que si bien se puede obtenerse predicciones satisfactorias a través de sus teorías, no se puede establecer por qué efectivamente sus explicaciones son correctas, por poseer supuestos descriptivamente falsos. Por lo tanto, se actúa a ciegas a través de las teorías instrumentalistas ya que se desconoce por qué las teorías son correctas o incorrectas, por la misma razón, las teorías no pueden ser corregidas o mejoradas, de esto se desprende que cuando las predicciones comienzan a fallar, la teoría debe ser abandonada sin saber por qué se la abandona.

j) La posición gnoseológica de la epistemología empirista lleva al escepticismo, por lo que para unos puede ser una teoría verdadera para otros puede ser una teoría falsa, llevando a una posición relativista. Por lo tanto, a través de esta epistemología, la ecología no puede dar respuesta a los graves problemas ambientales de la actualidad.

k) La investigación empirista al dedicarse a describir patrones útiles para realizar predicciones no explica los procesos que causan ese patrón observado. Los procesos ecológicos se detectan sólo a través de experimentos de campo que expliquen el funcionamiento de las distintas variables que conforman al sistema y de esta forma ayuden a detectar lo inobservable (teorías de caja traslúcida) y expliquen las causas de los patrones observados.

l) Por último, la ontología que aparece implícita en el enfoque epistemológico empirista es individualista, ya que se realizan descripciones de las características de las poblaciones o de los individuos, sin tener en cuenta las interrelaciones que los individuos y las poblaciones establecen con la comunidad, por ejemplo, cuál es el rol que los individuos o las poblaciones juegan dentro de las tramas

tróficas, o como determinada especie afecta a la comunidad o al ecosistema en la que habita. La ontología individualista en ecología falla porque los predicados ecológicos tales como predador, parásito, simbiote, polinizador o competidor son al menos binarios, es decir que presupone la existencia de individuos relacionados (Mahner & Bunge, 1997). Además la ontología individualista va en contra del objeto de estudios de la ecología que analiza las relaciones existentes entre los organismos de la misma o de distinta especie y las características físicas, biológicas y químicas del ambiente que interactúan con los individuos.

#### **4 EL ENFOQUE EPISTEMOLÓGICO RACIONALISTA Y ONTOLÓGICO HOLISTA EN ECOLOGÍA**

La epistemología racionalista se encuentra también presente en la investigación ecológica (Clements, 1916; MacMahon *et al.*, 1978; Ricklefs, 1990; Taylor, 1992; Shrader-Frechette & McCoy 1993; Mentis, 1998; Lawton, 1999; Looijen, 2000; Guthery, 2007, 2008; Marone, López de Casenave & González del Solar, 2007; Dodds, 2009). Su principal problema reside en que su modo de proceder es contradictorio con el propio objeto de estudio de las ciencias fácticas, no pudiendo contrastar las teorías, hipótesis y términos teóricos con los hechos por su alto contenido teórico. La epistemología racionalista se encuentra presente en ecología cuando se realizan conceptualizaciones muy abstractas, las cuales se justifican sólo en un cuerpo teórico general y no en pruebas empíricas.

Los problemas que presenta el enfoque epistemológico racionalista y ontológico holista en ecología son los siguientes:

a) El conjeturar principios teóricos puros e hipótesis, sólo es una parte del proceso de investigación, luego es necesaria su contrastación empírica, ya que si queremos utilizar una teoría o hipótesis primero debemos tener buenas razones empíricas que las respalden.

b) Las ideas teóricas e hipótesis sólo deben pasar a formar parte de la ciencia cuando fueron confirmadas reiteradamente por los hechos.

c) La deducción pura no es un mecanismo pertinente para las ciencias fácticas, ya que son empíricamente vacías de contenido y resultan contradictorio con su objeto de estudio.

d) La puesta a prueba de hipótesis de alto contenido teórico no sólo resulta imposible empíricamente, sino que también terminan cayendo en un abismo fenomenológico.

e) La investigación ecológica de corte racionalista realiza conceptualizaciones muy abstractas, las cuales se justifica sólo en un cuerpo teórico general y no en pruebas empíricas. Las hipótesis planteadas se deducen de teorías y se especifica sin la previa recolección de datos, ni de patrones y son corroboradas sólo en teorías. Por lo tanto, la prueba de hipótesis es fenomenológica.

f) El producto final de este tipo de investigación son afirmaciones articuladas en un cuerpo teórico general y empíricamente vacías de contenido centrándose sólo en la descripción y en la predicción y no en la explicación de las causas que provocan el fenómeno (Bunge, 1997a; Marone, López de Casenave & González del Solar, 2007).

g) El enfoque epistemológica racionalista en ecología no fomenta la construcción de teorías representacionales y realistas de caja traslúcida. En primer lugar, porque no manipulan las variables del sistema estudiado a través de la realización de experimentos naturales o artificiales que puedan develar lo que de otra manera resultaría inobservable e invisible y de esta forma poder comprender el funcionamiento del sistema a través del funcionamiento de sus partes componentes. En segundo lugar, porque no fomenta el progreso en ciencia a través de la construcción de teorías cada vez más acabadas que fomenten el realismo en ciencia; por el contrario su enfoque es fenomenológico muy próximo a las pseudociencias, al relativismo y al irracionalismo.

h) Por otra parte, el enfoque ontológico holista que adopta la epistemología racionalista considera que las comunidades y los ecosistemas tienen una existencia real y funcionan como sistemas interactuantes, donde todos los organismos de diferentes especies están vinculados en un hábitat distinguible. Además, los ecólogos que siguen el enfoque epistemológico organicista consideran que las comunidades y los ecosistemas son organismos integrados, coordinados y autorregulados (Mahner & Bunge, 1997). El holismo ontológico en ecología falla por ser básicamente antianalítico y por sostener la tesis errónea de que todo está conectado con todo, inclinándose a filtrar algo de irracionalismo en ciencia (Mahner &

Bunge, 1997). Además, el holismo en ecología al ser antianalítico considera que el objeto de estudio en ecología debe ser sólo los altos niveles de organización, comunidades y ecosistemas, olvidándose de estudiar a las poblaciones y a los individuos que también son propios del estudio ecológico.

i) Por lo tanto, este enfoque epistemológico, no puede resolver los problemas concretos que posee la ecología científica, principalmente por el abismo que existe entre teoría y realidad.

## **5 EL ENFOQUE EPSTEMOLÓGICO RACIOEMPIRISTA Y ONTOLÓGICO SISTEMISTA EN ECOLOGÍA**

Desde la perspectiva de este trabajo, se pretende fundamentar epistemológicamente a la ecología, aplicando el enfoque mecanicista y sistemista de Mario Bunge (1959, 1974, 1979, 1983, 1985a, 1985b, 1997a, 1997b, 1997c, 1999a, 1999b, 1999c, 2004; Marone & Bunge, 1998), ya que permite ordenar y sistematizar a la ecología, intentando resolver los problemas ontológicos y metodológicos de la disciplina. Además, Bunge, considera que hay una pizca de verdad en cada uno de estos puntos de vista epistemológicos (empiristas y racionalistas) y ontológicos (individualistas y holistas) y propone una tercera perspectiva que los incluye. Por esto su propuesta epistemológica (racioempirista o empiriorracionalista) y ontológica (sistemista) trata de superar los distintos tipos de problemas que tienen estos enfoques, combinando las ventajas y virtudes de ambos.

La perspectiva bungeana presenta las siguientes ventajas sobre los enfoques epistemológicos (empirista y racionalista) y ontológico (individualista y holista), que se encuentran presente en la investigación ecológica:

a) Incluye hipótesis sobre los mecanismos que causan el fenómeno estudiado, por lo tanto puede explicar, describir y predecir los procesos ecológicos a escala de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas estudiados por la ecología.

b) Posee menos generalidad, pero mayor especialidad al debelar el funcionamiento del sistema, ayudando a mejor el conocimiento ecológico a escala de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas.



c) Posee alta refutabilidad debido a su mayor contenido, lo que favorece el progreso y la mejora del conocimiento teórico o empírico obtenido.

d) Es epistemológicamente más compleja, ya que incluye variables y relaciones no observables y posee mayor profundidad, respondiendo a preguntas ¿cómo? y ¿por qué?

e) Propone estudios a largo plazo en condiciones realistas, a través de los cuales se podrá detectar no sólo las leyes generales que gobiernan a los ecosistemas, sino las variables de las condiciones de partida que afectan a esas leyes, pudiendo obtener un conocimiento más sólido y más profundo. Identificando y cuantificando las variables que afectan al fenómeno estudiado, el ecólogo puede incrementar su capacidad descriptiva, explicativa y predictiva a largo plazo.

f) En contraposición con la investigación empirista y racionalista, la investigación mecanística (Bunge, 1983; Mahner & Bunge, 1997) es más rigurosa y detallada, favoreciendo el descubrimiento de patrones en la naturaleza. Esto se logra, a partir de la explicación de los procesos ecológicos y desde un enfoque descriptivo, experimental y teórico, desde una posición moderada que tenga en cuenta con ambas concepciones epistemológicas (racionalista y empirista) y ontológicas (holista e individualista).

g) Para el sistemismo bungeano, las comunidades y ecosistemas son sistemas interactuantes que deben ser estudiados tanto en su micro-nivel como en su macro-nivel. El sistemismo se ve reflejado en la investigación ecológico cuando se realizan experimentos que analizan el funcionamiento de las partes componentes del sistema a través de la manipulación de las variables y de esta forma se puede determinar el papel que desempeña cuando está ausente y presente determinada población u organismo sobre la comunidad o ecosistema en que habita. De esta forma se analiza el todo y la parte, todo junto (Mahner & Bunge, 1997). El sistemismo admite la existencia de las comunidades y ecosistemas pero considera que es necesario analizarlos en términos de sus partes componentes, ambientes y estructuras (Mahner & Bunge, 1997). La asunción de una posición ontológica sistémica está vinculada con la necesidad de dar respuesta a los por qué y al cómo, ya que para conocer las causas se deben

manipular las partes componentes del sistema para saber por qué y cómo funciona el todo y la parte dentro del sistema.

h) El ecólogo postula hipótesis causales para explicar los patrones presentes en la naturaleza que deben ser sometidas a prueba a través de la observación y la experimentación controlada y rigurosa. Sólo cuando estas hipótesis son corroboradas, se las usa para formular predicciones y en la medida en que las explicaciones dadas por las hipótesis se vuelven generales, adquieren estatus de leyes científicas y se van incorporando a teorías. Una ecología planteada desde el enfoque mecanístico puede resolver los problemas ambientales de mejor manera y con mayor eficacia por poseer mayor solidez científica.

i) La división que realiza el instrumentalismo entre ciencia pura y aplicada es peligrosa, debido a que la ecología se evapora como ciencia, cuando se ignoran los mecanismos, las causas y la explicación. Las teorías ecológicas no pueden estar destinadas solamente a predecir y a describir, porque se ignora el papel de la explicación que debe ser su base.

j) Desde el enfoque epistemológico de Mario Bunge (1997b, 1999c) las teorías representacionales son sistemas hipotéticos deductivos sofisticados que representan y explican las entidades no observables, los eventos o las propiedades que causan las regularidades y patrones en la naturaleza. Además, las teorías representacionales, tienen todas las ventajas de las teorías no representacionales, con el agregado de hipótesis que relacionan causalmente los valores de las variables externas. La epistemología racioempirista favorece la construcción de teorías representacionales de caja traslúcida, es decir sistema cuya estructura interna resulta visible, como lo es el funcionamiento del sistema y las interacciones de las partes componentes.

k) Las teorías representacionales tienen mayor amplitud, mayor poder explicativo y mayor especificidad, por lo que no sólo son más completas a la hora de analizar el fenómeno, sino que son más adecuadas para la ciencia.

Siguiendo la posición epistemológica de Mario Bunge, este trabajo considera que la ciencia y la filosofía no deben ser ámbitos separados, por el contrario de la interacción entre ambas se encuentra el futuro

camino que les permitirá enriquecerse e ir resolviendo conjuntamente problemas. Además, la ciencia no es un producto aislado, sus problemáticas necesitan un abordaje multidisciplinario, como por ejemplo el aporte de la filosofía de la ciencia.

Además como ya se ha señalado, la epistemología puede ser una herramienta práctica y aplicable a sus investigaciones para mejorarla y asegurar el progreso de la disciplina. Se sugiere que si la epistemología se aplica a una determinada especialidad, asegura mayores resultados prácticos que el dedicarse a grandes bloques disciplinares, como es en este caso la biología en su conjunto (Denegri, 2008).

Para la metodología mecanística, los estudios de largo aliento, sumado a las explicaciones causales de los procesos estudiados a través de la realización de experimentos artificiales o naturales, permitirán obtener explicaciones generales, las cuales adquieren estatus de leyes científicas y se van incorporando a teorías. Los estudios de largo plazo pueden realizarse a nivel global si se toman ecosistemas con características similares, por ejemplo diferentes pastizales a nivel mundial y de esta manera podría describir, explicar y predecir lo que ocurre en diferentes ecosistemas. Una ecología así puede ayudar a resolver los graves problemas ambientales de la actualidad.

La propuesta mecanística de Mario Bunge permite solucionar estos problemas, ya que ve a la ecología como una unidad sistemática compuesta de teorías, hipótesis y términos teóricos y no teóricos, los cuales deben ser contrastados con los hechos.

## **6 CONCLUSIÓN**

Desde el enfoque de este trabajo se considera que tanto la búsqueda de patrones, como la conceptualización en muchos casos pura, son producto de dos posiciones epistemológicas extremas: el empirismo y el racionalismo, los cuales presentan graves desventajas para asegurar el crecimiento de la ecología y su estatus como disciplina científica.

En este trabajo se propone el enfoque epistemológico racioempirista o empiriorracionalista desarrollado por Mario Bunge (1959, 1979, 1985a, 1997b, 1999a, 2000; Mahner & Bunge, 1997), ya que combina las ventajas de ambos enfoques epistémicos, a través de

la implementación de hipótesis mecanicistas con contenido teórico explicativo de los distintos procesos ecológicos, sumando a esto la prueba empírica de las hipótesis planteadas. Se considera que a través de la implementación de la epistemología racioempirista de Bunge la ecología crecerá como ciencia al poseer mayor contenido teórico explicativo de los procesos ecológicos y corroborar sus supuestos a través de experimentos que manipulen las variables involucradas en los procesos ecológicos y de esta forma develar los mecanismos ocultos que causan el patrón observado. Por lo tanto, la epistemología racioempirista aplicada a la ecología podrá explicar, describir y predecir los procesos ecológicos (Marone & Bunge, 1998).

Además, la implementación del enfoque ontológico sistémico en ecología (Bunge, 1979; Mahner & Bunge, 1997) permite explicar el funcionamiento de los altos niveles de organización ecológica (comunidades y ecosistemas) a través del análisis del funcionamiento y las relaciones de las partes componentes del sistema. Sin olvidar las relaciones que se producen entre los componentes abióticos y bióticos que conforman al ecosistema. A través de la implementación de la epistemología racioempirista la ecología tendrá mayor precisión y certeza, asegurando de esta manera el progreso del conocimiento ecológico y brindando mayor estatus científico a la disciplina.

Por lo señalado anteriormente, se arribó a las siguientes conclusiones: quienes abandonen las teorías representacionales (Bunge, 1997b, 1999c) a favor de las teorías no representacionales, perjudican el progreso del conocimiento científico y no solucionan los problemas acerca del estatus científico de la ecología, ni sus problemas ontológicos. Bunge (Mahner & Bunge, 1997) explica que la ciencia madura en la medida en que se va haciendo más profunda al ir introduciendo más y mejores hipótesis mecanicistas. Teniendo en cuenta esto, la ecología sólo podrá madurar como ciencia e incorporar leyes generales, en la medida en que se dedique a explicar las causas de los fenómenos presentes en la naturaleza. Es por todo esto que se considera que la epistemología de Mario Bunge es la más apropiada para solucionar los problemas ontológicos y metodológicos de la ecología y que su utilización presente y futura como estructuradora de la investigación ecológica contribuirá a un mejor

abordaje de los problemas que plantea la disciplina afianzando su estatus científico.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA764/16) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnica (CONICET, PIP N° 0029) que financiaron parte de esta investigación. Al Lic. Martín Orensanz por la revisión del abstract.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEGON, Michael; HARPER John L.; TOWSEND Colin R. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3th ed. Hoboken, NJ: Blackwell Science, 2008.
- BELL, Graham. Five properties of environments. Pp. 33-54, in: GRANT, Peter R.; Horn, Henry S. (eds.), *Molds, Molecules, and Metazoa*. Princeton: Princeton University Press, 1992.
- BOLNICK, Daniel I.; SVANBACK Richard; FORDYCE, James; YANG, Louie H.; DAVIS, Jeremy M. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**: 1-28, 2003.
- BUNGE, Mario. *Causality: The place of the causal principle in modern science*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1959.
- . *Semantics I: Sense and reference*. Dordrecht: Reidel, 1974.
- . *Ontology II: A world of systems*. Dordrecht: Reidel, 1979.
- . *Epistemology and Methodology II: Understanding the world*. Dordrecht: Reidel, 1983.
- . *Teoría y realidad*. Barcelona: Ariel, 1985 (a).
- . *Seudociencia e ideología*. Madrid: Alianza Universidad, 1985 (b).
- . *Ciencia, técnica y desarrollo*. Buenos Aires: Sudamericana, 1997 (a).
- . Mechanism and explication. *Philosophy and social sciences*, **27**: 410-465, 1997 (b).
- . *La ciencia, su método y su filosofía*. Buenos Aires: Sudamericana, 1997 (c).
- . *Las ciencias sociales en discusión*. Buenos Aires: Sudamericana, 1999 (a).

- . Phenomenological Theories. [1964]. Pp. 234-254, in: BUNGE, Mario (comp.). *Critical approaches to Science & Philosophy*. New Brunswick, NJ: Transaction Publishers, 1999 (b).
- . ¿Qué es filosofar científicamente? *Revista Latinoamericana de Filosofía*, **24**: 159-169, 1999 (c).
- . *La investigación científica*. [1998]. Mexico, DF: Siglo veintiuno, 2000. 2 vols.
- . *Emergencia y convergencia: Novedad Cualitativa y unidad del conocimiento*. Barcelona: Gedisa, 2004.
- CARPENTER, S.R.; CHISHOLM, S.W.; KREBS, C.J; SCHINDLER, D.W.; WRIGHT, R.F. Ecosystem experiments, *Science*, **269**: 324-327, 1995.
- CLEMENTS, Frederic E. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution, 1916.
- COLYVAN, Mark. Laws of nature and laws of ecology. *Oikos*, **101**: 649-653, 2003.
- DENEGRI, Guillermo. *Fundamentación epistemológica de la parasitología*. Mar del Plata: EUDEM, 2008.
- DODDS Walter K. *Laws, theories and patterns in Ecology*. Berkeley: University of California Press, 2009.
- GUTHERY, Fred S. Deductive and inductive methods of accumulating reliable knowledge in wildlife science. *Journal of Wildlife Management*, **71**: 222-225, 2007.
- . *A primer on natural resource science*. College Station: Texas A&M University Press, 2008.
- JAKSIC, Fabián. *Ecología de comunidades*. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile, 2000.
- LOOIJEN, Rick C. *Holism and reductionism in biology and ecology*. The mutual dependence of higher and lower level research programmes. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000.
- LAWTON, James H. Are there general laws in ecology? *Oikos*, **84**: 177-192, 1999.
- LORENZANO, César. *La estructura del conocimiento científico*. Buenos Aires: Zavalia, 1988.
- MacMAHON, J. A., PHILLIPS D. L.; ROBINSON, J.V.; SCHIMPF, D. J. Levels of biological organization: An organism-centered approach. *Bioscience*, **28** (11): 700-704, 1978.

- MARONE, Luis; BUNGE Mario. La explicación en ecología. *Boletín Asociación Argentina de Ecología*, 7:35-37, 1998.
- MARONE Luis; GONZALEZ DEL SOLAR, Rafel. Homenaje a Mario Bunge: o por qué las preguntas en Ecología deberían comenzar con por qué. *Tópicos actuales en Filosofía de la ciencia: Homenaje a Mario Bunge en su 80 aniversario*. Mar del Plata: Editorial Martín, 2000.
- MARONE, Luis; MILESI, Fernando; GONZÁLEZ DEL SOLAR, Rafael; MEZQUIDA, Eduardo; LÓPEZ DE CASENAVE, Javier; CUECO, Víctor. La teoría de evolución por selección natural como premisa de la investigación ecológica. *Interciencia*, 27: 137-142, 2002.
- MARONE, Luis; LÓPEZ DE CASENAVE, Javier; GONZÁLEZ DEL SOLAR, Rafael. Qué guía la investigación y profesión ecológica: ¿Los hechos o las ideas? Pp. 53-67, *in*: ARDUCI, A.; MANGIONE, Antonio; LIJTEROFF (eds.). *Café ciencia*. San Luis: Editorial de la Universidad Nacional de San Luis, 2007.
- MARONE, Luis; GALETTO, Leonardo. El doble papel de las hipótesis en la investigación ecológica y su relación con el método hipotético-deductivo. *Ecología Austral*, 21: 201- 216, 2011.
- MARTÍNEZ DEL RIO, Carlos; MIDDLETON, Arthur. Laws for ecology? *Ecology*, 91: 1244-1245, 2010.
- McINTOSH, R. P. The Background and some current problems of theoretical ecology. Pp. 1-62, *in*: SAARINEN, E. (ed.). *Conceptual issues in Ecology*. Dordrecht: Reidel, 1982.
- MEDEL, Rodrigo; AIZEN, Marcelo; ZAMORA Regino. *Ecología y evolución de la interacción planta animal: Conceptos y aplicaciones*. Santiago: Editorial Universitaria, 2009.
- MAHNER, Martin; BUNGE, Mario. *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer, 1997.
- MENTIS, M. T. Hypothetic-deductive and inductive approaches in ecology. *Functional ecology*, 2: 5-14, 1988.
- PETERS, Robert H. *A critique for ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- POPPER, Karl. *La investigación científica*. Madrid: Tecnos, 1973.
- RICKLEFS, Robert. E. *Ecology*. New York: Freeman, 1990.

- SHRADER-FRECHETTE, Kristin S.; McCOY, Earl D. *Method in ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- SIMBERLOFF, Daniel. Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist*, **163**: 787-799, 2004.
- TAYLOR, P. Community. Pp. 52-56, *in*: KELLER, Evelyn Fox; LLOYD, Elizabeth A. *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1992.

**Data de submissão:** 28/03/2016

**Aprovado para publicação:** 25/05/2016





# Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional na Ecologia de Paisagens

---

Danilo Boscolo \*

Patricia Alves Ferreira #

Luciano Elsinor Lopes <sup>9</sup>

---

**Resumo:** A Ecologia de Paisagens tem suas bases conceituais na associação da Geografia Física e Biogeografia do início do século XX. Visa compreender as inter-relações funcionais da organização espacial dos ambientes com processos biológicos, incluindo a intervenção humana sobre esses sistemas. As paisagens têm sido definidas como mosaicos heterogêneos, compostos pela intercalação de diversos ambientes. Embora a diversidade ambiental seja um aspecto central para a Ecologia de Paisagens, sua aplicação para o entendimento e conservação de ambientes fragmentados levou a um modelo explicativo mais simples, que desconsidera a heterogeneidade presente nas áreas de uso agrícola e urbano. Esse modelo, herdado da Biogeografia de Ilhas, que passou a dominar a área a partir da década de 1980, possibilitou avanços no conhecimento sobre as consequências da fragmentação de ambientes naturais. Recentemente, um conjunto crescente de estudos tem indicado a necessidade de uma abordagem que considere em maior detalhe a diversidade ambiental nos elementos da paisagem com uso humano mais intenso. Neste artigo, propomos o uso de modelos de paisagens baseados numa abordagem mais funcional de heterogeneidade ambiental.

---

\* Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Avenida Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901 - Ribeirão Preto, SP, Brasil. Email: danilo.boscolo@gmail.com

# Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Avenida Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901 - Ribeirão Preto, SP, Brasil. Email: patybio13@yahoo.com.br

<sup>9</sup> Departamento de Ciências Ambientais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luis, km 235. CEP: 13565-905. São Carlos, SP, Brasil. Email: lucianolopes@ufscar.br

**Palavras-chave:** Paisagens; Biogeografia de Ilhas; Mosaicos Heterogêneos; Modelo mancha-corredor-matriz

## From matrix to hue: towards a functional approach in Landscape Ecology

**Abstract:** Landscape Ecology is a science conceptually based on the association between the physical geography and biogeography of the early twentieth century. Its aims are to understand the functional interrelationships of the spatial organization of environments with biological processes, including the human influence on these systems. Landscapes have been defined as heterogeneous mosaics composed by various interspersed environments. Although environmental diversity is a central aspect of Landscape Ecology, its application in the understanding and conservation of fragmented environments led to a simpler explanatory model, which do not consider the heterogeneity present within agricultural and urban areas. This approach, inherited from the Island Biogeography theory, which dominated the area from the 1980s, allowed knowledge advances on the consequences of fragmentation of natural environments. Recently, a growing number of studies have indicated the need of an approach which considers the environmental diversity of landscape elements intensively used by humans in greater details. In this paper we propose the use of landscape models based on a more functional approach to environmental heterogeneity.

**Keywords:** Landscapes; Island Biogeography; Heterogeneous Mosaics; Patch-corridor-matrix Model

## 1 INTRODUÇÃO

A Ecologia de Paisagens é uma disciplina que oferece conceitos e métodos focados na importância do espaço para a dinâmica dos processos ecológicos e dos ecossistemas (Turner & Gardner, 2015, pp. 1-7). O geobotânico Alexander von Humboldt (1769-1859) usou “paisagem” como um termo científico já no início do século XIX; contudo, a expressão “Ecologia de Paisagens” foi apresentada à comunidade científica em 1939, pelo biogeógrafo Carl Troll (1899-1975). Sua definição de paisagem incluía a noção de sistemas interdependentes, trazida da Ecologia de Ecossistemas, iniciada por Arthur George Tansley (1871-1955) (Tansley, 1939). Contudo, estava baseada também no fato de que esses sistemas estão distribuídos no espaço de forma heterogênea (Metzger, 2001, p. 2).

Com o reconhecimento dos desafios para compreender a complexidade espacial, a Ecologia de Paisagens deixou de ser uma disciplina tangencial à Geografia no início da década de 1960 e passou a ser considerada uma disciplina central nos estudos ecológicos e de conservação biológica no início da década de 1970 (Turner & Gardner, 2015, p. 13). Atualmente, uma paisagem pode ser ecologicamente definida como:

[...] um mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo esta heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e numa determinada escala de observação. (Metzger, 2001, p. 4)

Esse conceito inclui a ideia de que é necessário que as abordagens da Ecologia de Paisagens sejam espacialmente explícitas e lidem com espaços heterogêneos em múltiplas escalas (Metzger, 2001, p. 7).

Entretanto, a forma como os pesquisadores da área trataram a heterogeneidade das paisagens modificou-se ao longo dos últimos 100 anos, indo de um reconhecimento total da complexidade espacial dos ambientes, a abordagens bastante simplistas. O objetivo deste texto é discutir alguns aspectos conceituais relativos à heterogeneidade espacial considerados na Ecologia de Paisagens e sua interferência nos estudos sobre a influência dos padrões espaciais em processos ecológicos.

## **2 DESENVOLVIMENTO CONCEITUAL**

### **2.1 Abordagem geográfica e a gênese da Ecologia de Paisagens**

Em sua origem, a Ecologia foi uma ciência com foco no estudo das interações biológicas sem a necessidade de foco sobre sua espacialização. Tradicionalmente os processos ecológicos são abordados de forma a identificar os fatores que os influenciam e a natureza de suas relações, mas pouco explicitam como seus componentes estão posicionados uns em relação aos outros e como essas posições influenciam esses processos. Por exemplo, a Ecologia de Ecossistemas (Tansley, 1939), estuda os fluxos de matéria e energia em sistemas naturais,

mas não explicita como os agentes desses fluxos estão dispostos no espaço.

A preocupação de espacializar de forma explícita os processos ecológicos teve origem na Geografia. No início do século XX, devido ao aumento da população mundial após a revolução industrial, em processo acelerado de urbanização (Antrop, 2005), cresceu o interesse por questões de planejamento territorial, gerando a necessidade de conhecimento científico capaz de lidar com as novas formas de uso da terra que surgiam. Na época, diversos autores ao redor do mundo se esforçaram de forma independente e com abordagens diferentes para resolver os problemas advindos de um uso mais intenso dos espaços ocupados pelas sociedades ocidentais. Enquanto os russos se preocupavam em compreender e descrever a geografia física de seu extenso território (Berg [1915], 2007; Solnetsev [1948], 2007), europeus e norte-americanos buscavam estabelecer um marco científico que pudesse lidar com a compreensão das causas e consequências dos padrões espaciais (Sauer, 1925; Watt, 1947; Troll, 1950).

Na primeira metade do século XX, essa tarefa residia na mão da Geografia, uma disciplina que na época ainda buscava estabelecer sua identidade científica. Em uma publicação ainda considerada central nessa discussão, Lev Semyonovich Berg (1876-1950) (1915) dissertou sobre a dificuldade de estabelecer o escopo dessa ciência. Esse autor argumentou que a Geografia seria uma ciência corológica, lidando com as causas e consequências da distribuição espacial de fenômenos e objetos orgânicos e inorgânicos (Berg [1915], 2007, p. 14). O resultado dessa distribuição foi definido por Berg ([1915], 2007) como “paisagem”. Essa visão trouxe uma ideia de complexidade composta por agentes que não se encontram isolados, mas interagem em associações espaciais heterogêneas. Uma cidade não seria apenas um conjunto de construções, assim como uma floresta não seria apenas um agrupamento de árvores. Em determinado espaço há uma miríade de elementos (objetos orgânicos e inorgânicos) que interagem e formam uma com identidade única que reconhecemos como a paisagem.

A visão de Berg foi compartilhada na década seguinte por Carl Ortwin Sauer (1889–1975) (1925, pp. 19-22). Ele estabeleceu mais formalmente as características corológicas da Geografia, com o argumento de que o estudo de paisagens se referia à compreensão dos

determinantes da área ocupada por cada ambiente e sua distribuição espacial. Este autor definiu a paisagem como uma “área constituída por uma associação distinta de formas, tanto físicas e culturais” (Sauer, 1925, p. 26).

Essas ideias encontram paralelos nos estudos de Alexander Stuart Watt (1892-1985) (1947) em que foram avaliados os processos que determinavam a estruturação espacial de comunidades vegetais dos *highlands* escoceses. Watt (1947, p. 2) argumentou que a vegetação de uma região não se apresentava de forma espacialmente uniforme, mas como um mosaico de manchas em diferentes estágios sucessionais, formando um complexo heterogêneo, de modo muito semelhante aos conceitos de paisagens apresentados por Berg ([1915], 2007) e Sauer (1925).

A ideia de que o termo “paisagem” se refere a sistemas complexos e heterogêneos é recorrente na literatura geográfica da época. De forma análoga a Watt, Solnetsev ([1948], 2007, p. 1) considerou a paisagem como o resultado das interações de processos geológicos e climáticos. Segundo ele, esses processos gerariam complexos de solos e relevos associados a fito- e zoocenoses, formando ambientes homogêneos. A esses ambientes homogêneos, que se intercalavam recorrentemente dentro de certa região da superfície terrestre, Solnetsev conferiu o termo russo “*Urotshtsbe*”. Para esses mesmos elementos Clifford Stuart Christian (1907-1996) (1958), cunhou o termo mais amplamente utilizado “unidade de paisagem” (*landscape unity*) para descrever ambientes com origem similar e que compartilhariam características internas identificáveis. O intuito de Christian era estabelecer um método para tornar comparáveis os mapeamentos de regiões de diferentes tamanhos e composições. O conceito de “unidade de paisagem” (Quadro 1) seria útil para agregar ambientes em:

[...] áreas grandes o suficiente para serem mapeadas [...], mas em quantidade pequena o suficiente para facilitar a compreensão da região e seu planejamento. (Christian, 1958, p.77)

O conceito é utilizado atualmente ao se mapear ou classificar fotos aéreas ou imagens de satélite.

**Borda:** Faixa marginal de contato entre duas unidades distintas da paisagem onde ambas interagem diretamente entre si, modificando-se mutuamente em diferentes graus e até certa distância em direção ao centro de cada mancha. Bordas entre diferentes unidades podem causar efeitos distintos umas nas outras e com diferentes graus de alteração, dependendo de suas propriedades intrínsecas.

**Conectividade:** Grau em que uma paisagem facilita ou impede o movimento de indivíduos e processos ecológicos entre suas diferentes unidades. A conectividade pode ser compreendida de duas formas distintas. A conectividade estrutural refere-se à continuidade física de certo ambiente, incluindo a existência de corredores e pontos de ligação e a distância (isolamento) entre as manchas de um mesmo tipo de unidade da paisagem. Já a conectividade funcional remete à habilidade intrínseca dos processos ecológicos ou indivíduos de cada espécie de se deslocar pelo mosaico da paisagem, sendo que essa capacidade é espécie específica e depende de padrões morfofisiológicos e de sua relação com os diferentes tipos de ambientes existentes e não apenas do isolamento ou continuidade físicas dos mesmos. Assim cada espécie pode apresentar relações funcionais de movimentação distintas de acordo com o tipo de ambiente onde se encontra. O conceito de conectividade funcional está intimamente ligado ao que se chama de Permeabilidade das Unidades da Paisagem, i.e., a dificuldade ao trânsito de indivíduos ou processos impostos por certo tipo de ambiente.

**Corredor:** Mancha de formato alongado, que pode ou não conectar estruturalmente dois ou mais manchas do mesmo tipo de ambiente. Em geral, pela perspectiva de certa espécie, manchas alongadas são consideradas corredores apenas se não forem utilizadas para reprodução e/ou estabelecimento de territórios.

**Estrutura da paisagem:** Informação resultante da interação entre configuração (a organização espacial das diferentes unidades da paisagem, incluindo sua localização, tamanho, forma, agregação, etc.) e composição (informação sobre que tipos de unidades constituem certa paisagem, incluindo medidas de diversidade de ambientes, proporção de cobertura, dominância, etc.) da paisagem e que descreve sua organização geral em função de suas características tanto espaciais, quanto funcionais ligadas às espécies e processos ecológicos dependentes do arranjo espacial do ambiente.

**Fragmentação de unidades da paisagem:** subdivisão de áreas contínuas de ambientes existentes na paisagem em trechos menores e fisicamente isolados entre si (Fahrig, 2003).

**Fragmento ou mancha:** Trecho delimitado de certa unidade da paisagem composto por um ambiente natural ou não e que se encontra estruturalmente isolado de outros trechos de da mesma unidade da paisagem.

**Matriz:** No modelo mancha-corredor-matriz, a matriz é a unidade estrutural ou funcionalmente predominante na paisagem. Se abordada de forma puramente estrutural, a matriz é a unidade que ocupa a maior área dentro de uma paisagem. Funcionalmente a matriz compõe o pano de fundo de “não-*habitat*”, em geral de origem antrópica, o qual é inóspito à maioria das espécies existentes em uma região. Por questões práticas, a definição funcional da matriz é mais amplamente utilizada. É comum em regiões antropizadas que a matriz não natural ocupe a maior parte de uma paisagem, mas essa relação depende do tipo de ambiente e organismos considerados e nem sempre é verdadeira.

**Modelos contínuos:** Nesses modelos, diferentemente das abordagens anteriores, não se delimitam manchas consideradas internamente homogêneas. As paisagens são subdivididas em quadrados (em inglês *pixel*), cujo comprimento do lado depende da resolução das imagens de satélite ou fotografias aéreas disponíveis. Cada quadrado pode assumir um valor único da variável em questão. Por exemplo em imagens advindas dos sensores do satélite *Landsat* os quadrados (*pixels*) têm 30m de lado. Essa abordagem trata a heterogeneidade sob a forma de gradientes (Forman, 1995). Caracteriza-se pela utilização de métricas de superfície e estatística espacial, não sendo necessário definir elementos discretos como manchas ou matriz (Lindenmayer & Hobbs, 2008; McGarigal, Tagil & Cushman, 2009).

**Modelos em mosaico:** Nesta visão, os diferentes elementos das áreas utilizadas pelo ser humano são delimitados e identificados junto com as áreas naturais.

**Modelo mancha-corredor-matriz:** Tendo surgido a partir da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), o modelo mancha-corredor-matriz considera as manchas de *habitat*, geralmente a vegetação nativa, imersas em uma matriz inóspita de não-*habitat*. Similar à



ideia de ilhas imersas em um oceano intransponível. São delimitadas as áreas de *habitat*, ou manchas, e as áreas de não-*habitat*, ou matriz, em geral áreas urbanas, cultivos, silvicultura, pastagens, e outras áreas diferentes das áreas naturais locais.

**Percepção ambiental:** Distância máxima ou grau de detalhamento que certa espécie consegue perceber sobre a paisagem que existe ao seu redor.

**Perda de *habitat*:** Supressão ou redução da quantidade total de certo tipo de *habitat* existente em certa paisagem, geralmente decorrente da substituição sucessiva de elementos nativos ou originais da paisagem por outros com características distintas (por exemplo, florestas por pastos). A definição de *habitat*, no entanto, é espécie específica e, portanto, uma mesma paisagem pode variar em nível de perda de *habitat* a depender da percepção das espécies que a vivenciam.

**Unidade de Paisagem:** Tipo homogêneo de território, em geral caracterizado por certo tipo de estrutura fito-fisionômica, que pode ser delimitado e distinguido dos ambientes que o rodeiam.

#### **Quadro 1.** Definições e conceitos fundamentais em Ecologia de Paisagens.

Esses estudos iniciais auxiliaram no estabelecimento do escopo científico da Geografia com foco na formação de uma base teórica para a descrição da superfície terrestre, sem muita preocupação com os processos formadores de seus padrões espaciais. Esse aspecto se tornou preeminente no final da década de 1940, quando o alemão Carl Troll (1899-1975) (1939) cunhou o termo “Ecologia de Paisagens”<sup>1</sup> (*Landschaftsökologie*) para nomear os estudos das inter-relações

---

<sup>1</sup>Troll, em 1950, apresentou a ideia de uma ciência que descrevesse como funcionariam as paisagens internamente, o que as geraria e quais os fluxos e interações que as manteriam e as fariam ser o que são. Apesar de ter considerado usar o termo “Fisiologia de Paisagens”, ele o descartou porque seu foco não residia apenas no funcionamento, mas nas inter-relações espaciais. Troll (1950), que teve contato com os trabalhos do ecobotânico Arthur Tansley, afirmou que a ciência das inter-relações seria a Ecologia e por isso o termo “Ecologia de Paisagens” seria naturalmente mais adequado à ciência das inter-relações espaciais que determinam as propriedades das paisagens.

funcionais recíprocas da organização espacial das unidades da paisagem com os processos biológicos, incluindo a influência humana sobre esses ambientes (Troll, 1950, p. 166).

Em textos considerados seminais para a Ecologia de Paisagens (Troll 1939; 1950), Troll apresentou sua noção de paisagem como uma entidade visual total do espaço vivido pelo ser humano, mostrando grande preocupação com a interferência antrópica sobre os padrões de ocupação territorial. O interesse no estudo das forças que moldam e modificam as paisagens naturais, transformando-as em paisagens culturalmente influenciadas e passíveis de planejamento, fundou a “escola geográfica” da Ecologia de Paisagens, que tem como foco as relações espaciais do ser humano com os ambientes que o circundam.

Nesse processo de formação da Ecologia de Paisagens, a natureza heterogênea de seu objeto de estudo teve reconhecimento constante. De Berg a Troll, a “paisagem” foi sempre definida como um mosaico de diferentes tipos de ambientes que, de alguma forma e em certa escala espacial, interagem entre si. “Paisagens” são, assim, o resultado cumulativo de processos ecológicos ocorrendo de forma espacialmente estruturada. O reconhecimento do caráter heterogêneo da paisagem persiste ainda como um dos pilares da abordagem geográfica, atualmente focada em questões sobre planejamento e desenho de paisagens dinâmicas (Antrop, 1998; 2004; 2006), principalmente nas escolas europeias.

## **2.2 Abordagem ecológica e a Ecologia de Paisagens moderna**

A “Abordagem Geográfica” da Ecologia de Paisagens, voltada à complexidade inerente às paisagens terrestres com influência humana direta, dominou os estudos do campo durante a maior parte do século XX. A perspectiva fornecida por Troll (1950), focada nas interações do ser humano com os ambientes que o circundavam, possibilitou avanços na compreensão sobre os processos que gerariam os padrões espaciais observados em paisagens atuais. No entanto, a partir dos anos 1960, impulsionada pela capacidade humana de modificar grandes extensões de terra, as ameaças à manutenção da diversidade biológica devido à destruição de ambientes naturais se tornaram mais

evidentes. A preocupação com as consequências das mudanças de organização espacial das paisagens naturais chamou a atenção não apenas de geógrafos, mas também de biólogos e ecólogos. Preocupados com a sobrevivência de animais e plantas, diversos autores buscaram na Biogeografia e na Ecologia de Paisagens formas de lidar com a organização espacial de um mundo em acelerada modificação (Haila, 2002).

Nessa época, alguns trabalhos se dedicaram aos problemas decorrentes da perda e fragmentação de ambientes naturais. Em 1956, John Thomas Curtis (1913-1961) apresentou uma análise detalhada sobre as modificações causadas pelo ser humano no Meio Oeste norte-americano (Curtis, 1956). Utilizando mapas antigos e fotos aéreas (uma inovação tecnológica na época) para mostrar a rápida perda de florestas no Wisconsin (EUA) durante o século XIX e início do século XX, o autor apresentou sua clara preocupação com as consequências da conversão de grandes extensões de floresta em agricultura. No entanto, diferente de seus antecessores, sua visão separava a paisagem em apenas duas unidades, as florestas e os ambientes criados pelo ser humano (Curtis 1956).

O trabalho de Curtis (1956) foi utilizado por Robert MacArthur (1930-1972) e Edward O. Wilson (1929-) (1967, p. 4) para apresentar um paralelo entre as características de ilhas oceânicas e manchas de florestas circundadas por ambientes criados pela civilização moderna. A Teoria de Biogeografia de Ilhas apresentada por esses autores teve impacto imediato sobre como seriam abordadas as questões relativas à conservação de ambientes fragmentados nas décadas seguintes. As paisagens, antes percebidas como áreas heterogêneas e de alta diversidade ambiental, passaram a ser tratadas pelos biólogos da conservação como se fossem binárias, compostas principalmente de ambientes naturais circundados por sua antítese, uma matriz (Quadro 1) inóspita de ambientes criados pela atividade humana (Wiens, 1976; Pickett & Thompson, 1978).

Essa forma de pensar a paisagem é evidente no trabalho de Levin e Paine (1974, p. 1) que, apesar de reconhecerem a natureza diversa dos ambientes existentes em certa paisagem, desenvolveram um modelo para explicar como se formam manchas de vegetação natural quando distúrbios ambientais restringem seu tamanho, por ex. a for-

mação de uma matriz antrópica. Esses autores utilizaram a ideia de ilhas isoladas por um ambiente aquático inóspito de MacArthur e Wilson (1967) como exemplo do tipo de sistema que queriam modelar, mas estendendo sua aplicação a savanas, florestas ou qualquer paisagem terrestre onde haja limitação espacial.

A validade biológica da ideia de ilhas de vegetação circundadas por um pano de fundo homogêneo e inóspito foi também discutida por Wiens (1976). Esse autor sedimentou a ideia de manchas de *habitat* como unidades da paisagem de alta qualidade ambiental para certa espécie, diferenciando-se dos demais ambientes. As áreas de menor qualidade poderiam então ser tratadas como um único ambiente antropogênico. Esse modelo binário de paisagem se tornou rapidamente dominante na literatura dedicada à conservação de ambientes naturais, interferindo diretamente na forma de pensar o estabelecimento e manejo de reservas biológicas e outros tipos de áreas conservadas (Pickett & Thompson, 1978; Forman & Godron, 1986). Por trás dessas mudanças na forma de compreender a paisagem residia uma busca por significado biológico da perspectiva proporcionada pela Ecologia de Paisagens. A questão se refere à utilização da abordagem espacialmente explícita apresentada por Troll (1950) e seus contemporâneos na busca por uma compreensão de processos ecológicos, como as dinâmicas populacionais (Forman & Godron, 1986).

Levins (1969) utilizou a mesma abordagem para modelar a dispersão de pragas agrícolas entre cultivos, considerando estes como trechos de *habitat* circundados por ambientes funcionalmente neutros. Em seu modelo, considerou as paisagens como um conjunto de manchas espacialmente discretas, mas conectadas por migração, possibilitando a sobrevivência regional a partir de uma “população de populações”, uma Metapopulação<sup>2</sup>. Nesse modelo, extinções locais seriam compensadas por recolonizações por indivíduos migrantes. Essa ideia foi momentaneamente ignorada pelos conservacionistas, que estavam com suas atenções voltadas para a Biogeografia de Ilhas, mas foi re-

---

<sup>2</sup> Metapopulação: conjunto de populações locais de uma mesma espécie que são espacialmente isoladas e possuem constante chance de extinção local, mas que persiste de forma dinâmica pela recolonização de manchas vazias de *habitat* através da migração de indivíduos provenientes de manchas ocupadas.

tomada a partir de 1990 (Hanski & Simberloff, 1996, p. 6), passando então a ser utilizada em diretrizes de conservação florestal em escala mundial.

A interação entre a Ecologia de Paisagens com abordagem geográfica e os modelos de perda de espécies e fragmentação de *habitat* vindos da Biogeografia e Ecologia criaram, então, a necessidade de uma síntese teórica.

No início dos anos 1980, liderada principalmente por biólogos e ecólogos norte-americanos e ingleses, mas também com influência de geógrafos do leste europeu, a Ecologia de Paisagens de origem europeia foi reformulada com ênfase em paisagens naturais e na conservação da biodiversidade. Essa nova abordagem, que considerava as espécies naturais, e não apenas o ser humano, tanto como suscetíveis às transformações nas paisagens, quanto como seus agentes transformadores, coalesceu a partir de um *workshop*<sup>3</sup> com 25 participantes da América do Norte e Europa em Allerton Park, Illinois (EUA), no ano de 1983 (Risser, Karr & Froman, 1984). A Ecologia de Paisagens foi tratada nesse evento em termos conceituais, enfocando os processos ecológicos e biológicos, com foco direcionado ao manejo integrado dos recursos naturais. Devido a essas características, essa abordagem ficou conhecida como “Escola Ecológica” (ou “Escola norte-americana” devido a localização do referido *workshop*) da Ecologia de Paisagens. Na publicação que consolidou as discussões do encontro de Allerton Park (Risser, Karr & Froman, 1984), a natureza heterogênea das paisagens foi reconhecida, mas a proposta apresentada foi baseada no modelo mancha-corredor-matriz (Quadro 1), desenvolvido na década anterior.

Esse foi, então, o paradigma central adotado por aqueles que seguiram a abordagem ecológica do estudo de paisagens. O foco sobre os processos de perda e fragmentação de ambientes naturais foi fomentado por essa visão e a quantidade de estudos sobre o assunto cresceu rapidamente nas duas décadas seguintes (Haila, 2002). Essa visão favoreceu o desenvolvimento da área (Laurance *et al.*, 2002; Fahrig, 2003), em termos, por exemplo, da compreensão da relação

---

<sup>3</sup> *Landscape ecology: Directions and Approaches*. Workshop ocorrido em Allerton Park, Piatt County, Illinois, Abril 1983.

entre área de fragmentos florestais e quantidade de espécies (Opdam, Rijdsdijk, Hustings, 1985), das teorias de limiares de fragmentação e extinção (Andrén, 1994; Radford, Bennet & Cheers, 2005) e das conseqüências do arranjo espacial de manchas nativas para a conservação de espécies (Fahrig, 1998; Martensen, Pimentel & Metzger, 2008; Boscolo & Metzger, 2011). A Biogeografia de Ilhas, junto com outras teorias, como, por exemplo, a de Metapopulações, que incluiu a probabilidade de extinção de forma espécie-específica, fomentou avanços no manejo de áreas protegidas. O modelo mancha-corredor-matriz possibilitou ainda avanços na compreensão dos efeitos da conectividade florestal em paisagens fragmentadas e fortaleceu a ideia de “corredores ecológicos” como forma de compensar a redução no tamanho dos remanescentes de vegetação natural (Beier & Noss, 1998).

Atualmente a abordagem ecológica é provavelmente a mais difundida pelo mundo, sendo a vertente geográfica mais forte na Europa. No Brasil, a abordagem ecológica tem sido amplamente aplicada na conservação de recursos naturais, podendo ser reconhecidos alguns de seus aspectos na legislação ambiental tais como as ideias de corredores ecológicos e de mosaicos de ambientes (Brasil, 2000). Na academia os primeiros estudos no Brasil surgiram a partir dos anos 1980 (Laurance *et al.*, 2002), se intensificando no início do século XXI (Paese & Santos, 2004; Pivello & Metzger, 2007; Metzger, 2008).

O modelo mancha-corredor-matriz ainda é o mais utilizado pelos estudiosos de paisagens com ambientes naturais fragmentados (Fahrig 2003; Fahrig & Triantis, 2013). No entanto, recentemente, tem começado a ser questionada a generalidade de sua aplicação, principalmente em paisagens já muito alteradas pelo ser humano. Diversos estudos indicam a necessidade de trazer a natureza heterogênea e complexa das paisagens reais de volta à abordagem ecológica (Viana *et al.*, 2012; Moreira, Boscolo & Viana, 2015; Gámez-Virués *et al.*, 2015). Isso exige mudanças na forma como os biólogos e ecólogos têm abordado os estudos de paisagens, incluindo uma compreensão mais ampla sobre o significado de sua heterogeneidade.

### **3 AS DIFERENTES FORMAS DE COMPREENDER AS PAISAGENS**

O termo “heterogeneidade” possui muitos usos em Ecologia, mas conforme exposto anteriormente, uma ideia fundamental em Ecologia de Paisagens é que a heterogeneidade espacial afeta os sistemas ecológicos (Wiens, 1976; 2002). Assim, as definições modernas de Ecologia de Paisagens incluem de alguma forma o conceito de heterogeneidade espacial (Metzger 2001; Fahrig *et al.*, 2011). Muito tem sido discutido em torno de um nível de heterogeneidade adequado para manutenção de espécies, dos processos ecológicos e dos ecossistemas (Hunter & Price, 1992; Fahrig *et al.*, 2011). No contexto da Ecologia de Paisagens, a heterogeneidade se refere à descontinuidade da distribuição espacial dos ambientes em certa região sob a percepção de um agente que possa interagir nessa variação. Dessa forma, um local composto por um único ambiente internamente invariante não pode ser estudado pela Ecologia de Paisagens.

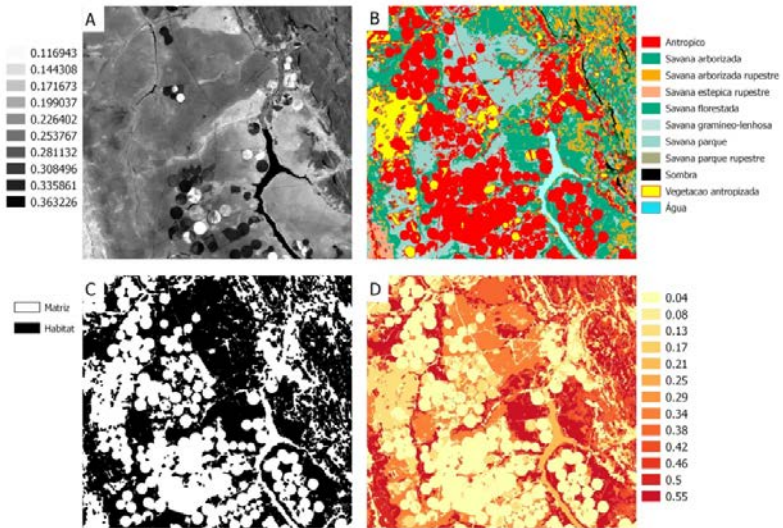
Segundo essa visão, é necessário reconhecer que o tamanho ou a extensão de uma paisagem não possui definição a priori, podendo estender-se, por exemplo, por centenas de quilômetros para grandes mamíferos a poucos centímetros quadrados para pequenos invertebrados. O tamanho e, conseqüentemente, a heterogeneidade de uma paisagem devem ser definidos pela percepção daquele que a observa. A atenção a essas variações escalares é, assim, uma das características essenciais da Ecologia de Paisagens. A definição de paisagem proposta por Metzger (2001, p. 4) deixa claro que a observação da heterogeneidade varia com a escala. Algo que parece ser homogêneo em uma escala pode ser heterogêneo em outra. Da mesma forma, uma área pode parecer heterogênea para uma espécie e homogênea para outra.

Uma perspectiva interessante que une esses dois aspectos é a de múltiplas escalas hierárquicas para estudo da heterogeneidade (Kotliar & Wiens, 1990). Ao longo da sua existência um indivíduo “toma decisões” em múltiplas escalas espaciais que se organizam hierarquicamente. A abordagem da heterogeneidade em múltiplas escalas hierárquicas reforça que o conhecimento de quais escalas importam para cada espécie ou grupo de espécies é uma das questões centrais na Ecologia de Paisagens (Turner & Gardner, 2015).

Como a definição daquilo que é espacialmente heterogêneo depende tão intrinsecamente do observador, especialmente na abordagem ecológica da Ecologia de Paisagens, a heterogeneidade tem sido

analisada através de três olhares de complexidade crescente: o modelo mancha-corredor-matriz, o modelo em mosaico e os modelos contínuos (Quadro 1).

O modelo mancha-corredor-matriz teve sua origem na década de 1970, quando os autores da abordagem ecológica da Ecologia de Paisagens concentraram-se numa perspectiva na qual a heterogeneidade espacial foi tratada a partir de dois tipos de ambientes (Fig 1C).



**Fig. 1.** Mapeamento, de acordo com diferentes modelos conceituais, de uma mesma paisagem, tendo como base imagens do satélite *Landsat TM-5*. (A) Representação de uma paisagem através do modelo de variação contínua utilizando o índice de vegetação NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*), que pode representar a estrutura da vegetação local na mesma resolução da imagem de satélite; (B) Paisagem considerando a heterogeneidade, como proposto pelo modelo de mosaicos heterogêneos, com cada cor representando um tipo de ambiente; (C) Paisagem sob o ponto de vista do modelo mancha-corredor-matriz, adotado pela Teoria de Biogeografia de Ilhas, com manchas de habitats envoltas por uma matriz inóspita de não-habitat; (D) Modelo proposto pelos autores unindo funcionalmente o modelo de manchas com variações contínuas de qualidade ambiental, representada por um índice associado a uma escala de tons para facilitar a visualização. Imagem obtida do DPI-INPE.



Essa forma de entendimento sobre as paisagens terrestres traz a ideia ilha-oceano advinda da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), reforçada pelo desenvolvimento da Teoria de Metapopulações a partir da década de 1990 (Hanski & Gilpin, 1991). Nesses trabalhos, considera-se que o espaço se divide em duas unidades internamente homogêneas e funcionalmente antagônicas (Pickett & Cadenasso, 1995), o *habitat*, i.e., os locais nativos adequados para a sobrevivência dos organismos focais, e a matriz, i.e., os trechos de não-*habitat* onde esses organismos não seriam capazes de sobreviver (Fahrig, 2003), geralmente criados pela atividade humana.

Essa perspectiva inclui a ideia de que os organismos são restritos a um único tipo de ambiente (e.g. Florestas, Savanas etc.), sendo a matriz inóspita e até limitante à sua sobrevivência. Nesse caso, a presença de corredores ou áreas lineares de *habitat* é considerada essencial para que os organismos possam se deslocar pela paisagem, conectando populações e fontes de recursos. Nessa perspectiva, os corredores são manchas estreitas e alongadas de *habitat* que conectam manchas maiores através da matriz (Quadro 1), mas que possivelmente não são suficientes para manter populações viáveis.

Uma crítica ao modelo mancha-corredor-matriz é a de que ele simplifica a heterogeneidade da paisagem ao desconsiderar diferenças entre os elementos componentes da matriz, como pastos com diferentes intensidades de manejo ou uma área de silvicultura em diferentes estágios de crescimento. Embora aparentemente simplista, por considerar como iguais ambientes sabidamente diferentes, esse ponto de vista facilita várias etapas da análise de paisagens (Pickett & Cadenasso, 1995). Com essa abordagem, ao se classificar os diferentes elementos da paisagem, é necessário distinguir apenas duas classes: *habitat* e não-*habitat* (Fahrig, 2003). Assim, os mapas são mais facilmente elaborados e interpretados, pois pode-se medir as características espaciais apenas das manchas de *habitat* para descrever o sistema em estudo. Métricas de paisagem<sup>4</sup> focadas nas manchas ou classes tendem a ser mais simples de serem calculadas e de interpretação mais direta, quando cruzadas com dados biológicos. Os modelos

---

<sup>4</sup> Abstrações numéricas utilizadas para descrever a composição e o arranjo espacial de paisagens, utilizando modelos de manchas.

matemáticos que adotam essa abordagem também podem conter menos variáveis, o que facilita a interpretação dos resultados.

Para espécies muito sensíveis a alterações ambientais há, de fato, sentido ecológico nessa abordagem de paisagens. No entanto, questiona-se, sobretudo, a premissa de que apenas os locais com vegetação nativa são áreas de *habitat* para as espécies. Resultados de estudos empíricos têm mostrado que muitos organismos respondem não somente à perspectiva de *habitat* versus não-*habitat*, mas lidam com a paisagem de forma mais generalista, percebendo e reagindo a todos os seus elementos (Hansbauer *et al.*, 2010). Para várias espécies originalmente restritas às florestas ou a outros tipos de vegetação nativa, as áreas de cultivo, pastagem, urbanas ou mesmo aquelas modificadas por catástrofes naturais podem também servir como fontes de recursos alimentares ou abrigo, funcionando como parte de seu *habitat* (Mason *et al.*, 2006). São exemplos de espécies com essas capacidades aves como os Sabiás-Laranjeira (*Turdus rufiventris*), facilmente encontrados em zonas urbanizadas em quase todo Brasil (Sick, 1984, p. 634).

A visão mancha-corredor-matriz tem sido desafiada por muitos autores que discutem como as matrizes das paisagens terrestres não são equivalentes a oceanos inóspitos (Fischer & Lindenmayer, 2007; Prevedello & Vieira, 2010). Muitas espécies percebem as paisagens de formas mais complexas e usam recursos em diferentes tipos de ambientes, sejam eles naturais ou não. Essas áreas compostas pelas mais diversas estruturas podem ser utilizadas tanto como *habitats* alternativos com qualidade variável, quanto para facilitar o deslocamento entre manchas de vegetação nativa, funcionando também como reguladores da permeabilidade da paisagem a fluxos biológicos (Fahrig *et al.*, 2011). Nesse contexto, fica evidente a existência de maior variação espacial do que permite ver a simples divisão dos ambientes entre *habitat* e não-*habitat*. Portanto, parece ser mais adequado estudar as paisagens a partir de uma abordagem que reconheça e represente a complexidade observada no ambiente.

Deve-se considerar, então, o mosaico completo de usos e ocupações da terra, que possibilita que os diferentes elementos das áreas utilizadas pelo ser humano sejam delimitados e identificados em conjunto com as áreas naturais (Figura 1B). Mas um ponto a se conside-

rar nesse modelo em mosaicos compostos por múltiplas unidades de paisagem é sua maior dificuldade de elaboração. Ele requer mapeamentos mais detalhados e trabalhosos, amostragem de dados biológicos em diversos ambientes, inclusive os de usos antrópicos, e modelos matemáticos mais complexos. Contudo, essa abordagem vem sendo considerada como uma alternativa para acessar a heterogeneidade espacial e seus efeitos nos processos ecológicos de forma mais adequada a muitas espécies e processos do que o modelo mancha-corredor-matriz (Hansbauer *et al.*, 2008; Fahrig *et al.*, 2011). Em especial, o modelo de paisagens heterogêneas em mosaico tem sido muito utilizado para o estudo de paisagens dominadas por agricultura, onde a provisão de diversos serviços ecossistêmicos tem sido diretamente relacionada com o reconhecimento e manejo da diversidade ambiental ao redor dos cultivos (Moreira, Boscolo & Viana, 2015). Os estudos ou diretrizes de gestão podem, assim, considerar as diferenças entre paisagens com diferentes estruturas espaciais e compostas por ambientes naturais em conjunto, com plantações alternadas de eucalipto, cana-de-açúcar, laranja ou pasto, por exemplo.

Outra abordagem em Ecologia de Paisagens que considera a heterogeneidade espacial de forma explícita está presente nos modelos de variação contínua (Quadro 1). Nesses modelos, diferentemente das abordagens anteriores, não se delimitam manchas consideradas internamente homogêneas. As paisagens são subdivididas em trechos menores, cujo tamanho idêntico depende da escala em que ocorrem os processos de interesse ou das imagens de satélite ou fotografias aéreas disponíveis, e que representam a unidade de informação espacial no mapa. A cada uma dessas unidades, pode-se, então, atribuir um valor único de certo fator ambiental que varia de forma contínua no espaço. Por exemplo, em imagens advindas dos sensores do satélite Landsat, as unidades de informação são os pixels (a menor subdivisão de uma imagem digital) com 30m de lado. Essa abordagem trata a heterogeneidade sob a forma de gradientes (Forman, 1995) e caracteriza-se pela utilização de métricas de superfície e estatística espacial, não sendo necessário definir elementos discretos, como manchas ou matriz (Lindenmayer & Hobbs, 2008; McGarigal, Tagil & Cushman, 2009).

Um exemplo de abordagem contínua são os modelos de distribuição potencial de espécies, que possibilitam gerar mapas contínuos de probabilidade de ocorrência de espécies focais ou comunidades inteiras (Carnaval & Moritz, 2008) em função de parâmetros ambientais como dados climáticos e, mais recentemente, distribuição de remanescentes de ambientes nativos em paisagens fragmentadas. De forma semelhante, o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada, (em inglês, *Normalized Difference Vegetation Index – NDVI*) pode ser utilizado para espacializar a estrutura interna da vegetação de certa paisagem por sensoriamento remoto e tem sido utilizado como indicador de qualidade da vegetação (Moreira, 2012). Neste caso, cada pixel pode ter um valor diferente de NDVI e a variação é espacialmente contínua (Figura 1A). Como os indivíduos de diferentes espécies têm a capacidade de selecionar seu *habitat* através de uma avaliação permanente de qualidade ambiental em escalas muito finas (poucos metros), a abordagem contínua pode viabilizar modelos mais próximos da percepção e resposta dos organismos à heterogeneidade nas paisagens (Manning & Lindenmayer, 2004). Essa abordagem, no entanto, é recente e ainda pouco aplicada no escopo da Ecologia de Paisagens.

#### 4 ABORDAGEM ESTRUTURAL E FUNCIONAL

Ao observar uma paisagem cotidianamente, a tendência é analisá-la a partir da perspectiva humana, como se os demais organismos percebessem a paisagem de forma semelhante à nossa. Essa avaliação possui a vantagem de ser de simples execução por sermos parte da espécie focal (*Homo sapiens*) e, portanto, conhecermos como a mesma percebe o mundo a sua volta. Mas, em geral, a perspectiva humana pode levar a uma análise estrutural da paisagem que pouco se relaciona ao funcionamento dos processos ecológicos. Tomando o exemplo do modelo mancha-corredor-matriz, utilizamos nossa percepção ambiental como sendo a de outras espécies ao considerar as áreas de vegetação nativa como *habitat* (Fahrig, 2003), os corredores como manchas nativas lineares que conectam duas ou mais manchas de *habitat* e a matriz como áreas inóspitas e intransponíveis (ver Quadro 1 para definições). Nessa abordagem estrutural, a definição de *habitat* é considerada como um atributo dos usos e das ocupações da paisa-

gem presumidas por nós. A percepção da heterogeneidade espacial é a do observador humano, para quem o ambiente vivido por espécies selvagens costuma ser compreendido apenas como a vegetação nativa.

Retornando essa visão à base teórica apresentada por Troll (1950) e Christian (1958), paisagens estruturalmente heterogêneas seriam formadas por diferentes tipos de coberturas identificadas pelas suas características físicas sem referência aos requerimentos de uma espécie ou grupo de espécies que ali vivem. Porém, devido às interações de contato entre diferentes ambientes, que modificam as características físico-químicas das bordas das manchas (Quadro 1; Murcia, 1995; Ewers & Banks-Leite, 2013), nem sempre os ambientes nativos serão *habitats* adequados ou as estruturas lineares funcionarão como corredores para os organismos que ali vivem. Nem mesmo as matrizes são totalmente inóspitas e muitos organismos podem tê-las como *habitat* preferencial. Outros elementos da paisagem podem também facilitar o fluxo de organismos ou favorecer sua sobrevivência, sem que sejam um corredor estruturalmente evidente para o ser humano.

Uma alternativa que descreve melhor a heterogeneidade ambiental que essa visão estrutural é a abordagem funcional da Ecologia de Paisagens, na qual o conceito de *habitat* é um atributo espécie-específico que implica em uma relação funcional entre o organismo focal e seu ambiente. Assim, para cada organismo ou grupo de organismos, é necessário definir quais elementos da paisagem podem funcionar como *habitat*. A abordagem funcional não se limita apenas a separar *habitat* de não-*habitat*. Um olhar funcional para a heterogeneidade da paisagem inclui o reconhecimento de diferentes tipos de coberturas e elementos que são identificados com base na função que desempenham para as espécies ou processos ecológicos em questão (Fahrig *et al.*, 2011). Do ponto de vista funcional, um cultivo, por exemplo, pode ser considerado um corredor para alguns organismos capazes de se locomover por ali, ou uma barreira intransponível para outro grupo de organismos que necessitem evitar ambientes de borda. Assim, as manchas deixam de ser reconhecidas arbitrariamente e passam a representar ambientes de qualidade e/ou adequabilidade variável em função da percepção das espécies ou de processos ecológicos de interesse.

O desafio dessa abordagem é promover uma compreensão do ambiente a partir de uma percepção não humana. Isso implica compreender as capacidades cognitivas, fisiológicas e perceptivas dos seres vivos. É possível estimar esses fatores a partir da própria resposta de cada espécie ou biocenose às variações de estrutura espacial das paisagens (Quadro 1). Dessa forma, as abordagens estrutural e funcional não são antagônicas, mas se completam, pois uma serve de base inicial para o desenvolvimento da outra, e essa interação leva ao aprimoramento de ambas.

## 5 EM BUSCA DE UM EQUILÍBRIO ENTRE ABORDAGENS E MODELOS

Na Ecologia de Paisagens, a escola geográfica tem tratado a heterogeneidade de forma mais explícita, contemplando prioritariamente o ponto de vista humano. A escola ecológica, por sua vez, tem analisado a paisagem sob múltiplos pontos de vista, a partir da percepção e resposta de outras espécies. A interação entre ambas abordagens indica a necessidade de uma perspectiva de estudo dos padrões e processos ecológicos de acordo com o contexto espacial no qual os observadores estão inseridos e sob o ponto de vista funcional desse espaço. A heterogeneidade ambiental, seja estrutural ou funcional, traz assim um aspecto interessante para os estudos em Ecologia de Paisagens, principalmente por permitir o entendimento dos processos ecológicos em um mundo modificado pela atividade humana.

As alterações antrópicas nas paisagens naturais constituem atualmente as maiores ameaças à biodiversidade e à manutenção dos processos ecológicos, pois isolam populações, aumentam as taxas de extinção, modificam a estrutura das comunidades, e podem, portanto, alterar os processos ecológicos e a relação homem-natureza (Henle *et al.*, 2004). Essas modificações tendem a reduzir a disponibilidade de *habitats*, afetando diretamente a manutenção das populações e as interações entre as espécies (Ferreira *et al.*, 2015). Diferentes autores argumentam que, em paisagens com baixa quantidade de *habitat*, os efeitos da fragmentação (Quadro 1) podem ser determinados pelo tamanho das manchas remanescentes e tipos de ambientes que as circundam, o que determinaria, conseqüentemente, a conectividade, ou seja, a capacidade da paisagem de permitir fluxos biológicos (Tay-

lor *et al.*, 1993; Quadro 1) entre os diferentes elementos da paisagem (Andrén, 1994; Fahrig, 1998; Donaldson *et al.*, 2002; Tomimatsu & Ohara, 2002; Radford, Bennet & Cheers, 2005; Boscolo & Metzger, 2011; Fahrig *et al.*, 2011).

No entanto, questiona-se se as espécies percebem o espaço que as circundam como sendo composto apenas por manchas de *habitat* ou matriz (Quadro 1), ou como um gradiente de ambientes com diferentes níveis de qualidade, riscos e disponibilidade de recursos (Umetsu, Metzger & Pardini, 2008; Hansbauer *et al.* 2010). A interação entre a distribuição espacial desses ambientes e as características ecológicas das espécies interfere em suas respostas comportamentais (Dunning, Danielson & Pulliam, 1992; Brosi, Daily & Ehrlich, 2007; Boscolo *et al.*, 2008; Boscolo & Metzger 2011; Brosi *et al.*, 2009). Isso influencia diretamente a conectividade funcional de paisagens já muito modificadas pela atividade humana (Ricklefs & Lovette, 1999; Rompré *et al.*, 2007; Vögeli *et al.*, 2010), alterando muitas das relações teoricamente previstas pela Biogeografia de Ilhas e pelos modelos de Metapopulações (Hanski, 1998).

Recentemente o reconhecimento dessas variações tem levado a um crescente interesse pela adoção de abordagens mais completas sobre os processos ecológicos nas paisagens, com forte tendência para o uso de modelos de mosaicos heterogêneos e de abordagens funcionais (Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig & Triantis, 2013). Isso poderá representar um modo diferente de explicação dos fenômenos ecológicos, com ganhos para o manejo e a gestão dos ambientes naturais. Porém, a abordagem estrutural e os modelos mancha-corredor-matriz ainda permanecem adequados para as espécies mais sensíveis, que vivem e se locomovem por áreas de vegetação nativa (e.g. Hansbauer *et al.*, 2008). Para essas espécies, as áreas urbanas, cultivos, silvicultura e pastagens podem ser funcionalmente áreas de não-*habitat*, e os corredores estruturais se tornam assim necessários para sua movimentação nas paisagens.

Essa visão não se opõe à abordagem de mosaicos heterogêneos, mas mostra um caso específico de necessidades ambientais dos organismos. Essa variação entre espécies é esclarecida no trabalho de Hansbauer *et al.* (2009), que avaliou através de radiotelemetria a frequência de uso de diferentes ambientes por três espécies de aves de

sub-bosque em Mata Atlântica fragmentada. Duas dessas espécies (*Chiroxiphia caudata* e *Pyryglena leucoptera*), apesar de viverem preferencialmente em florestas, apresentaram uma percepção plural da paisagem, utilizando em diferentes frequências também ambientes antropogênicos, tais como pastos, agricultura e eucaliptos.

A terceira espécie (*Sclerurus scansor*), no entanto, limitou-se apenas a ambientes florestais, evitando em 40 metros as bordas dos fragmentos em que se encontravam. Nesse caso, *S. scansor* mostrou-se tão exigente quanto a seus requerimentos ambientais que seu *habitat* funcional se restringe a apenas um tipo peculiar de ambiente, ou seja, florestas de interior (Hansbauer *et al.*, 2008). Se esse ambiente puder ser mapeado como uma unidade de paisagem, classificando todo o resto como não-*habitat*, o sistema será funcionalmente semelhante ao que prevê o modelo mancha-corredor-matriz. No caso de *S. scansor*, por evitar fortemente os ambientes de borda, os trechos de *habitat* não incluiriam todos os ambientes nativos, ou pelo menos os ambientes de borda deveriam ser classificados como de qualidade notoriamente menor que os de interior. Mesmo para espécies extremamente exigentes, uma visão funcional da paisagem se mantém adequada, ao ser comparada à divisão em ambientes nativos e não nativos.

Pode-se dizer que as paisagens percebidas por grande parte das espécies que sobrevivem em meio às atividades humanas aproximam-se mais claramente de um modelo de mosaicos heterogêneos, e que mesmo as espécies mais sensíveis terão que lidar, em algum momento, com a distribuição espacial de ambientes não ótimos para sua sobrevivência. Como essas espécies podem não sobreviver fora das áreas de vegetação nativa, entende-se que o modelo mancha-corredor-matriz é válido para a tomada de decisão sobre sua conservação, desde que seja utilizada uma abordagem funcional para determinar quais são seus *habitats* essenciais e alternativos, possibilitando também o manejo da permeabilidade da paisagem e o fluxo de indivíduos. Nesse sentido é importante ressaltar que, ao criar unidades de conservação, deve-se considerar, além do contexto onde se inserem, a heterogeneidade das regiões adjacentes às áreas protegidas (Santini, Saura & Rondinini, 2015).

Se fosse possível associar a percepção espacial das diferentes espécies à seleção individual de recursos locais, os modelos de variação



espacial contínua seriam muito úteis para compreender as consequências da estrutura das paisagens sobre os processos ecológicos. Esses estudos atualmente são limitados pela dificuldade de mapear a qualidade ambiental em escala fina, especialmente para organismos de percepção espacialmente restrita. O avanço de sensores multiespectrais de alta resolução espacial e da tecnologia LiDAR (*Light Detection And Ranging*) devem auxiliar na solução dessas limitações.

Propõe-se, finalmente, que se busque desenvolver um modelo de paisagem que inclua variações contínuas de qualidade ambiental como um parâmetro de mapeamento, inserindo explicitamente a perspectiva funcional tanto para as abordagens mancha-corredor-matriz quanto para os modelos de mosaicos heterogêneos (Figura 1D). As abordagens que incluam análises funcionais da quantidade de *habitat* associadas ao reconhecimento explícito da heterogeneidade das paisagens poderão ser mais interessantes para a avaliação e o melhor entendimento dos processos ecológicos, considerando o intenso uso antrópico do espaço.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRÉN, Henrik. Effects of Habitat Fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, **71** (3): 355, 1994.
- ANTROP, Marc. Landscape Change: Plan or Chaos? *Landscape and Urban Planning*, **41** (3-4): 155-61, 1998.
- \_\_\_\_\_. Landscape research in Europe. *Belgeo*, **2-3**: 199-207, 2004.
- \_\_\_\_\_. Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, **70** (1-2): 21-34, 2005.
- \_\_\_\_\_. From holistic landscape synthesis to transdisciplinary landscape management, 2006. Pp. 27-50, *in*: TRESS, Bärbel; Gunther TRESS; Gary FRY; OPDAM, Paul. (eds.) *From Landscape Research to Landscape Planning: Aspects of Integration, Education and Application*. Dordrecht: Springer, 2006.
- BEIER, Paul; NOSS, Reed F. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, **12** (6): 1241-1252, 1998.
- BERG, Lev Semyonovich. The objectives and tasks of Geography. *Proceedings of the Russian Geographical Society*, **15** (9): 463-475, 1915, *in*: WIENS, J. A., MOSS, Michael; TURNER, Monica G.;

- MLADENOFF, David J. *Foundation papers in Landscape ecology*. New York: Columbia University Press, 2007.
- BOSCOLO, Danilo; CANDIA-GALLARDO, Carlos; AWADE, Marcelo; METZGER, Jean Paul. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for lesser woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica*, **40**: 273-276, 2008.
- BOSCOLO, Danilo; METZGER, Jean Paul. Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography*, **34**: 1018-1029, 2011.
- BRASIL. Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 18 jul. 2000.
- BROSI, Berry J.; DAILY Gretchen C.; EHRLICH Paul R. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, **17** (2):418-430, 2007.
- BROSI, Berry J.; DAILY, Gretchen C.; CHAMBERLAIN, C. Page; MILLS, Matthew D. A. Detecting changes in habitat-scale bee foraging in a tropical fragmented landscape using stable isotopes. *Forest Ecology and Management*, **258** (9): 1846-1855, 2009.
- CHRISTIAN, Clifford S. The concept of land units and land systems. *Proceedings of the ninth pacific science congress*, **20**: 74-81, 1958.
- CURTIS, John Thomas. The modification of mid-latitude grasslands and forest by man, 1956. Pp. 721-736, *in*: THOMAS Jr., William L. (ed). *Man's role in changing the face of the earth*. Chicago: University of Chicago Press, 1956.
- DONALDSON, Jason; NÄNNI, Ingrid; ZACHARIADES, Costa; KEMPER, Jessica. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology*, **16**: 1267-1276, 2002.
- DUNNING, John B.; DANIELSON, Brent; PULLIAM, Ronald. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**: 169-175, 1992.
- EWERS, Robert M.; BANKS-LEITE, Cristina. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. *PLoS ONE*, **8** (3): e58093, 2013.

- FAHRIG, Lenore. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling*, **105**: 273-292, 1998.
- \_\_\_\_\_. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34** (1): 487-515, 2003.
- FAHRIG, Lenore; BAUDRY, Jacques; BROTONS, Llouis; BUREL, Françoise G.; CRIST, Thomas O.; FULLER, Robert J.; SIRAMI, Clelia; AIRIWARDEN, Gavin M.; MARTIN, Jean Louis. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, **14**: 101-112, 2011.
- FAHRIG, Lenore; TRIANTIS, Kostas. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40** (9): 1649-63, 2013.
- FERREIRA, Patrícia A.; BOSCOLO, Danilo; CARVALHEIRO, Luísa G.; BIESMEIJER, Jacobus C.; ROCHA, Pedro L. B.; VIANA, Blandina F. Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology*, **30**: 2067-2078, 2015.
- FISCHER, Joern; LINDENMAYER, David B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**: 265-280, 2007.
- FORMAN, Richard T.T. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. New York: Cambridge University Press, 1995.
- FORMAN, Richard T.T.; GODRON, Michel. *Landscape ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1986.
- GÁMEZ-VIRUÉS, Sagrario; PEROVIĆ, David J.; GOSSNER, Martin M.; BÖRSCHIG, Carmen; BLÜTHGEN, Nico; DE JONG, Heike; SIMONS, Nadja K.; KLEIN, Alexandra-Maria; KRAUSS, Jochen; MAIER, Gwen; SCHERBER, Christoph; STECKEL, Juliane; ROTHENWÖHRER, Christoph; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf; N. WEINER, Christiane; WEISSER, Wolfgang; WERNER, Michael; TSCHARNTKE, Teja; WESTPHAL, Catrin. Landscape Simplification Filters Species Traits and Drives Biotic Homogenization. *Nature Communications* **6**: 8568, 2015.
- HAILA, Yrjö. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, **12** (2): 321-334, 2002.

- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse.; LEU, Stephen; NIETO-HOLGUIN, Juan Pablo; PIMENTEL, Rafael G.; KNAUER, Felix; METZGER, Jean Paul. Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biological Conservation*, **141**: 782-791, 2008.
- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse; KNAUER, Felix; PILZ, Stefan; KÜCHENHOFF, Helmut; VÉGVÁRI, Zsolt; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape Ecology*, **25**: 407-417, 2009.
- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse; KNAUER, Felix; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape ecology*, **25**: 40-17, 2010.
- HANSKI, Ilka. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Nature*, **396**: 41-49, 1998.
- HANSKI, Ilka; GILPIN, Michael. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42** (1-2): 3-16, 1991.
- HANSKI, Ilka; SIMBERLOF, Daniel. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation, 1996. Pp. 5-26, *in*: HANSKI, Ilka; GILPIN, Michael E. *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego: Academic Press, 1996.
- HENLE, Klaus; DAVIES, Kendi F.; KLEYER, Michael; MARGULES, Chris; SETTELE, Josef. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**: 207-251, 2004.
- HUNTER, Mark, D.; PRICE, Peter W. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top down forces in natural communities. *Ecology*, **73** (3): 724-732, 1992.
- KOTLIAR, Natasha B.; WIENS, John A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**: 253-260, 1990.

- LAURANCE, William. F.; LOVEJOY, Thomas E.; VASCONCELOS, Heraldo; BRUNA, Emilio M.; DIDHAM, Raphael; STOUFFER, Philip C.; SAMPAIO, Erica. Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16** (3): 605-618, 2002.
- LEVIN, Simon A.; PAINE, Robert T. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the national academy of sciences*, **71** (7): 2744-2747, 1974.
- LEVINS, Richard. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the entomological society of America*, **15**: 237-240, 1969.
- LINDENMAYER, David; HOBBS, Richard. Montague-Drake. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, **11**: 78-91, 2008.
- MacARTHUR, Robert H.; WILSON, Edward O. *The theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- MANNING, Adrian D.; LINDENMAYER, David B.; NIX, Henry A. Continua and Umwelt: Novel Perspectives on Viewing Landscapes. *Oikos*, **104** (3): 621-28, 2004
- MARTENSEN, Alexandre Camargo; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*, **141** (9): 2184-21921, 2008.
- MASON, Jamie; MOORMAN, Christopher; HESS, George; SINCLAIR, Kristen. Designing suburban greenways to provide habitat for forest-breeding birds. *Landscape and Urban Planning*, **80**: 153-164, 2006.
- MCGARIGAL, Kevin; TAGIL, Sermin; CUSHMAN, Samuel A. Surface metrics: an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, **24** (3): 433-450, 2009.
- METZGER, Jean Paul. O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica*, **1** (12): 1-9, 2001.
- \_\_\_\_\_. Landscape ecology: perspectives based on the 2007 IALE World Congress. *Landscape Ecology*, **23**: 501-504, 2008.

- MOREIRA, Eduardo Freitas. *Influência da estrutura da paisagem na estrutura das redes de interações em um mosaico de fisionomias agrícolas e naturais*. Salvador, 2012. Dissertação (Mestrado Ecologia e Biomonitoramento) – Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia.
- MOREIRA, Eduardo Freitas; BOSCOLO, Danilo; VIANA, Blandina Felipe. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE*, **10** (4): e0123628, 2015.
- MURCIA, Carolina Edge. Effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10** (2): 58-62, 1995.
- OPDAM, Paul; RIJSDIJK, G.; HUSTINGS, F. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biological Conservation*, **34**: 333-352, 1985.
- PAESE, Adriana; SANTOS, José Eduardo. Ecologia da Paisagem: abordando a complexidade dos processos ecológicos. Pp. 1-21, *in*: SANTOS, José Eduardo; CAVALHEIRO, Felisberto; PIRES, José Salantiel; OLIVEIRA, Carlos Henke; PIRES, Adriana M. C. Z. Rodrigues. *Fases da polissemia da paisagem*. São Carlos: RiMa, 2004.
- PICKETT, Steward T. A.; CADENASSO, Mary L. Landscape Ecology: Spatial Heterogeneity in Ecological Systems. *Science*, **269**: 331-34, 1995.
- PICKETT, Steward T. A.; THOMPSON, John N. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, **13**: 27-37, 1978.
- PIVELLO, Vânia Regina; METZGER, Jean Paul. Diagnóstico da pesquisa em Ecologia de Paisagens no Brasil (2000-2005). *Biota Neotropica*, **7** (3): 21-29, 2007.
- PREVEDELLO, Jayme A.; VIEIRA, Marcus V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, **19** (5): 1205-1223, 2010.
- RADFORD, James Q.; BENNETT, Andrew F.; CHEERS, Garry J. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds: An introduction to ecological thresholds. *Biological Conservation*, **124**: 317-337, 2005.
- RICKLEFS, Robert E.; LOVETTE, Irby J. The Roles of Island Area per Se and Habitat Diversity in the Species-Area Relationships of

- Four Lesser Antillean Faunal Groups. *Journal of Animal Ecology*, **68** (6): 1142-1160, 1999.
- RISSER, Paul G.; KARR, James R.; FORMAN, Richard T.T. Landscape ecology: Directions and Approaches. Illinois Natural History Survey Special Publication n° 2. Champaign: *Illinois Natural History Survey*, 1984.
- ROMPRÉ, Ghislain; ROBINSON, W. Douglas; DESROCHERS, André; ANGEHR, George. Environmental Correlates of Avian Diversity in Lowland Panama Rain Forests. *Journal of Biogeography*, **34** (5): 802-15. 2007.
- SANTINI, Luca; SAURA, Santiago; RONDININI, Carlo. Connectivity of the global network of protected areas. *Diversity and Distributions*, **22** (2): 1-13, 2015.
- SAUER, Carl O. The morphology of landscape. *University of California publications in geography*, **2** (2): 19-54, 1925.
- SICK, Helmut. Ornitologia Brasileira. Brasília: Editora UNB, 1984.
- SOLNETSEV, N. The natural geographic landscape and some of its general rules. Proceedings of the all-union Geographical Congress. Vol. 1, Moscow, 1948, in: WIENS, J.A., MOSS, Michael; TURNER, Monica G.; MLADENOFF, David J. *Foundation papers in Landscape ecology*. New York: Columbia University Press, 2007.
- TANSLEY, Arthur George. British ecology during the past quarter-century: The Plant Community and the Ecosystem. *The Journal of Ecology*, **27** (2): 513, 1939.
- TAYLOR, Philip D.; FAHRIG, Lenore; HENEIN, Kringen; MERRIAM, Gray. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**: 571-573, 1993.
- TOMIMATSU, Hiroshi; OHARA, Masashi. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camtschaticense*. *Conservation Biology*, **16**: 1277-1285, 2002.
- TROLL, Carl. Luftbildplan und ökologische bodenforchshung. Berlin: *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde*, 1939.
- \_\_\_\_\_. Die Geographische landschaft und ihre erforschung. *Studium Generale*, **3** (4-5): 163-181, 1950.
- TURNER, Monica G.; GARDNER, Robert H. *Landscape ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. 2<sup>a</sup> ed. New York: Springer-Verlag, 2015.

- UMETSU, Fabiana; METZGER, Jean Paul; PARDINI, Renata. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, **31** (3): 359-370, 2008.
- VIANA, Blandina Felipe; BOSCOLO, Danilo; MARIANO NETO, Eduardo; LOPES, Luciano Elsinor; LOPES, Adriana Valentina; FERREIRA, Patrícia Alves; PIGOZZO, Camila M.; PRIMO, Luiz M. How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? *Journal of Pollination Ecology*, **7** (5): 31-41, 2012.
- VÖGELI, Matthias; SERRANO, David; PACIOS, Fernando; TELLA, José L. The Relative Importance of Patch Habitat Quality and Landscape Attributes on a Declining Steppe-Bird Metapopulation. *Biological Conservation*, **143** (5): 1057-1067, 2010.
- WATT, Alex S. Pattern and Process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35** (1-2): 1-22, 1947.
- WIENS, John A. Population responses to patchy environments. *Annual review of ecology and systematics*, **7**: 81-120, 1976.
- \_\_\_\_\_. Riverine Landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, **47** (4): 501-515, 2002.

**Data de submissão:** 12/11/2015

**Aprovado para publicação:** 12/12/2016





# A “sociologia de plantas”: Arthur George Tansley e o conceito de ecossistema (1935)

---

Danilo Seithi Kato \*

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins †

---

**Resumo:** O botânico inglês Arthur George Tansley (1871-1955) desenvolveu sua pesquisa por meio do “estudo direto de plantas em seu estado natural”. Partindo da ideia de que elas existem em comunidades, ele considerava que o ecólogo deveria preocupar-se principalmente com a estrutura dessas comunidades ou, em suas palavras, com a “sociologia das plantas”. O presente artigo trata da proposta do conceito de ecossistema por Tansley, em 1935. Será levado em conta o contexto em que Tansley apresentou suas ideias, considerando a posição de outros cientistas da época como Henry Chandler Cowles (1869-1935), John Phillips (1911-1979) e Frederic Clements (1874-1945). Ao cunhar o termo “ecossistema” (1935), Tansley enfatizou a integração dos fatores bióticos e abióticos. Nossa análise levou a conclusão de que a concepção de ecossistema em Tansley diferia daquela apresentada por seus colegas. Seu enfoque era materialista-mecanicista. Além disso, sua concepção e terminologia não foram adotadas prontamente pela comunidade científica.

**Palavras-chave:** história da ecologia; ecossistema; Tansley, Arthur George; Clements, Frederic

---

\* Departamento de Educação em Ciências da Natureza, Matemática e Tecnologias, Instituto de Ciências Exatas, Naturais e Educação, Universidade Federal do Triângulo Mineiro. Avenida Dr. Randolfo Borges, 1400, Universidade, CEP: 38.064-200, Uberaba, MG. E-mail: danilo@icene.uftm.edu.br

† Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Pesquisadora do Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB), USP. Pesquisadora do Conselho Nacional para o Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq. Avenida Bandeirantes, 3900, CEP: 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo. E-mail: lacpm@ffclrp.usp.br

## The “sociology of plants”: Arthur George Tansley and the concept of ecosystem (1935)

**Abstract:** The English botanist Arthur George Tansley (1871-1955) conducted his research “through the direct study of plants in their natural conditions”. Departing from the idea that plants exist in communities, he considered that the main concern of the ecologist should be the structure of those communities or the “sociology of plants”. This paper aims to discuss the proposal of the concept of ecosystem by Tansley, in 1935. It takes into account the scientific context in which he presented his ideas, considering the position of other scientists of that time such as Henry Chandler Cowles (1869-1935), John Phillips (1911-1979) and Frederic Clements (1874-1945). When Tansley coined the term “ecosystem” he took into account not only biotic but also abiotic factors. Our analysis leads to the conclusion that Tansley’s conception was entirely different from his colleagues’ ones. His approach was physical materialist. Besides that, both Tansley’s conception and terminology were not promptly adopted by the scientific community.

**Key-words:** history of ecology; ecosystem; Tansley, Arthur George; Clements, Frederic

### 1 INTRODUÇÃO

A ecologia, tendo como objeto de estudo as relações dos organismos como populações e comunidades com o meio ambiente, levou cerca de um século para se institucionalizar, ou seja, elaborar metodologias, criar sociedades científicas, possuir suas próprias publicações e verbas. Ela foi reconhecida na década de 1960 por ocasião da “crise do meio ambiente” (McIntosh, 2000, p. 1). Conquistou maior visibilidade, ou mesmo notoriedade, na metade do século XX e foi muitas vezes confundida com ideologia sobre o meio ambiente. Desde então, diversas interpretações têm aparecido sobre suas origens ou raízes (*ibid.*, pp. 6-7). Robert McIntosh comenta a respeito:

A natureza intrinsecamente polimórfica da ecologia como uma ciência, a difundida distorção de seu conteúdo e competência que acompanhou seu surgimento meteórico durante o período da preocupação ambiental ou crise das décadas de 1960 e 1970 juntamente com a carência de estudos históricos possibilitaram a persistência de opiniões, mesmo contraditórias sobre suas origens ou raízes. O que denomino ecologia *retrospectiva* encontra problemas na identificação de suas raízes simplesmente porque a ecologia é, prosseguindo com a metáfora

botânica, mais um arbusto com múltiplos ramos e uma raiz com muitas ramificações do que uma única árvore com tronco e raízes bem definidos. Kuhn (1970) sugeriu que o desenvolvimento de uma disciplina científica pode representar uma fusão de troncos separados que não têm uma origem comum e a ecologia cabe nesse modelo. (McIntosh, 2000, p. 7)

O objetivo deste artigo é, dentro do contexto da institucionalização da ecologia, discutir sobre uma das contribuições que ocorreram na primeira metade do século XX na Grã-Bretanha. Trata-se da proposta do conceito de ecossistema pelo botânico inglês Arthur George Tansley (1871-1955), em 1935.

De acordo com Peter Anker, antes de 1945 (fim da Primeira Grande Guerra), ou mesmo um pouco depois, a Grã-Bretanha legislava sobre um vasto império colonial que abrangia uma diversidade de ambientes e sociedades humanas. Foi dentro da cultura política e administrativa desse império que ocorreu o surgimento da disciplina Ecologia na Grã-Bretanha. Na década 1930 emergiram dois enfoques nos estudos ecológicos. Estes se desenvolveram com base em dois meios físicos e sociais diferentes: na Inglaterra, em Oxford, com Tansley, e na África do Sul, com Jan Smuts<sup>1</sup> (Thomas, 2005, p. 143).

## 2 ARTHUR GEORGE TANSLEY

Tansley desenvolveu seus estudos no *University College* em Londres na década de 1890. Nessa época, os socialistas que pertenciam à *Fabian Society*<sup>2</sup> defendiam que o empreendimento científico não faria sentido se não revertesse em algum benefício para a sociedade. Apesar de não ser radical, Tansley via com simpatia essas ideias. Durante a Revolução Russa (1917) ele foi acusado de promover o “bolchevismo

---

<sup>1</sup> Jan Christian (algumas vezes grafado como Christiaan) Smuts (1870-1950) foi um estadista, militar e filósofo sul-africano. Seu nome é relacionado ao conceito de “holismo”. Publicou o livro *Holism and evolution* em 1926. De acordo com Garland E. Allen, o materialismo holístico admite que as partes que constituem um todo complexo estão interconectadas e não podem ser entendidas completamente pelo estudo de cada parte separadamente (Allen, 1984, p. 715; Arêdes, 2001, pp. 29-30).

<sup>2</sup> Os integrantes da *Fabian Society* eram favoráveis à reforma da política imperialista britânica e à nacionalização da terra.

botânico” o que fez com que não obtivesse o cargo de catedrático (*Professorship*) na Universidade de Oxford. Abalado, ele se voltou para a psicologia e publicou o livro *New psychology and its relation to life*<sup>3</sup> (Tansley, 1920a). No início da década de 1920 visitou Sigmund Freud em Viena quando realizou suas preleções em psicologia e fez um ano de análise. Foram anos de estudos e para estudar com Freud mudou-se com sua família para Viena (Golley, 1993, p. 10).

No final de 1890 Tansley foi para Cambridge e no *Trinity College* estudou botânica, zoologia, fisiologia e geologia. Em 1893 foi assistente de Frank Oliver (1853-1933) no *University College* de Londres até 1907 quando assumiu o cargo de lente de Botânica em Cambridge (Golley, 1993, p. 9).

De 1901 a 1902 visitou o Ceilão e a Malásia com breve passagem pelo Egito juntamente com o Professor William Henry Lang (1874-1960), mais tarde professor da Cadeira de Botânica de criptógamos, na Universidade de Manchester. Esse constituiu seu primeiro contato com a vegetação tropical e desértica. Nessas expedições ele coletou material (Godwin, 1957, p. 231).

A partir de 1907 o interesse de Tansley pela ecologia foi crescendo. Nos anos que se seguiram obteve um conhecimento considerável sobre as diferentes regiões da Grã-Bretanha. Fez várias excursões para Norfolk Broads, New Forest, Forest of Dean e distritos de Malvern. Seis anos depois, acompanhado por um pequeno grupo de cientistas europeus, viajou para os Estados Unidos da América. Eles visitaram o Jardim Botânico em New York, a Universidade de Colúmbia e o Jardim Botânico do Brooklin. Estiveram também nos laboratórios de Carmel, *Salton Sea* e nas montanhas de Santa Catalina. Tansley ficou impressionado com a pesquisa desenvolvida pelos colegas norte-americanos e com o acolhimento que recebeu. Ele se surpreendeu com que as florestas e pradarias estivessem sendo substituídas por campos de trigo e fábricas (Kingsland, 2005, p. 129). Em sua estada nos Estados Unidos da América visitou o Lago Michigan e foi hóspede de Henry Chandler Cowles (1869-1939). Em julho de 1914

---

<sup>3</sup> O livro foi um sucesso entre os acadêmicos que não faziam parte do círculo de botânicos e ecólogos. Teve 11 edições. A visão sobre psicologia de Tansley relacionava as ideias de Freud à biologia (Anker, 2002, p. 611).

esteve na França e tomou contato com a vegetação da região do Mediterrâneo (Godwin, 1957, p. 233).

Tansley lecionou na Universidade de Cambridge de 1907 a 1923. Nesse período fundou o periódico *Journal of Ecology* e desenvolveu um método de classificação da vegetação baseado na comparação e analogia com a psicologia social (Tansley, 1920b) e parte de seu trabalho em ecologia que culminou com a publicação do *Practical plant ecology* (1923). Em 1927 obteve o *Professorship* de Botânica no *Magdalen College* em Oxford<sup>4</sup>. Nessa época, a ecologia estava em voga entre os biólogos de Oxford que a viam como um caminho novo e melhor para ordenar a natureza, a sociedade e o conhecimento em um mundo que estava destroçado pela guerra (Anker, 2001) na Universidade de Oxford (de 1927 a 1937). Participou da fundação da *British Ecological Society*<sup>5</sup> (1913) e foi seu primeiro presidente.

Conforme descreveu H. Godwin (1977), Tansley tinha uma vasta cultura e familiaridade com muitas ciências, incluindo a filosofia e psicologia. Mas, além disso, na época em que foi lente (*Lecturer*) de Botânica na Universidade de Cambridge, a Física era considerada como a ciência mais fundamental e havia se desenvolvido bastante no *Cavendish Laboratory* (Keller & Golley, 2000, p. 26).

### 3 A CONCEPÇÃO DE ECOSISTEMA

Tansley cunhou a palavra “ecossistema” (*ecosystem*) em 1935<sup>6</sup>, portanto, quando já era o catedrático de Botânica em Oxford e a ecologia

---

<sup>4</sup> Ele permaneceu neste cargo até 1937.

<sup>5</sup> O *British Vegetation Committee* era encarregado de fazer um levantamento da vegetação na Grã-Bretanha e promoveu o estabelecimento da *British Ecological Society*, em 1912. Esta foi formalmente organizada em 1913 e o periódico (*Journal of Ecology*) foi publicado pela primeira vez durante o primeiro encontro em 1914. A primeira conferência presidencial de abertura foi proferida por Tansley (McIntosh, 1988, p. 66).

<sup>6</sup> De acordo com A. J. Willis, na década de 1930, Tansley pediu uma sugestão a um jovem botânico de Oxford, Arthur Roy Clapham (1904-1990) de um nome que fosse adequado para expressar a inter-relação entre os componentes físicos e biológicos e o meio ambiente. Clapham sugeriu o termo “ecossistema” (*ecosystem*) (Willis, 1994, p. 81).

era um assunto de interesse entre os biólogos. Antes disso, ele já vinha questionando a ortodoxia do conceito de “organismo complexo” (*complex organism*). Discordando da ampla utilização de conceitos que faziam analogias com o organismo pelo ecólogo sul-africano John Phillips<sup>7</sup> (1931; 1934; 1935a; 1935b) em uma publicação que homenageava Henry Cowles, Tansley (1935), teve a oportunidade de expressar suas críticas (Keller & Golley, 2000, p. 26; Kingsland, 2005, p. 184).

Após rejeitar os termos “organismo complexo”<sup>8</sup> e “comunidade biótica” e considerar o termo “bioma”<sup>9</sup> proposto pelo botânico norte-americano Frederic Clements (1874-1945) como sendo conveniente, Tansley introduziu um novo termo, “ecossistema”. Em suas palavras:

Mas me parece que a concepção fundamental, o sistema inteiro (no sentido da física), inclui não apenas o organismo complexo, mas também o complexo dos fatores físicos como um todo, constituindo o que chamamos de meio ambiente do bioma – os fatores do habitat no sentido amplo. (Tansley, 1935, p. 299)

Embora geralmente na época se considerasse principalmente os organismos, para Tansley os “fatores” inorgânicos também teriam extrema importância. Assim, o ecossistema consistiria na combinação e trocas entre o orgânico e o inorgânico e o meio ambiente e organismos constituiriam um único sistema físico (Tansley, 1935, p. 299; McIntosh, 2000, p. 98).

O termo “ecossistema” expressava a totalidade do sistema abrangendo os organismos e o meio físico e as trocas que ocorriam entre os componentes físicos e biológicos (Kingsland, 2005, p. 184).

De acordo com Pascal Acot, a afirmação de que as unidades fitosociológicas ou biocenóticas constituíam sistemas estruturados não

---

<sup>7</sup> De acordo com Sharon E. Kingsland, Phillips havia se encantado com a filosofia holista do General Jan Smuts, um estadista sul-africano (Kingsland, 2005, p. 184).

<sup>8</sup> Este era um conceito fundamental na proposta de Clements. A seu ver, a formação das plantas era um “organismo complexo” (*complex organism*) que de modo análogo, aos outros organismos, sofria mudanças. Essas não ocorriam ao acaso. Ocorria um desenvolvimento progressivo (Tansley, 1920; 1929; MacIntosh, 1988, p. 80).

<sup>9</sup> O complexo de organismos que habitam uma determinada região.

era uma novidade em 1935. O elemento inovador seria integrar o complexo dos fatores físicos (meio ambiente do bioma) e os fatores do *habitat* no sentido mais amplo (Acot [1988], 1990, p. 84).

A concepção de ecossistema em Tansley identifica ecologia com a física, dentro da tradição do materialismo mecanicista. Nesse sentido, ele já havia comentado que as comunidades bióticas se aproximavam mais de ecossistemas-máquinas (Keller & Golley, 2000, p. 25). Tansley continuou explicando: “Esses *ecossistemas*, como podemos chamá-los, podem ser dos mais variados tipos e dimensões” (Tansley, 1935, p. 299).

Na visão de Tansley, as dimensões dos ecossistemas podiam variar desde o átomo até o universo. Os sistemas menores seriam partes dos maiores e haveria uma interação entre eles (McIntosh, 2000, p. 98).

O ecólogo inglês criticou a terminologia “organismo complexo” empregada por seu colega Clements. Considerou-a mal escolhida. Além disso, a insistência de Clements em que não se tratava de uma metáfora, mas um meio legítimo de caracterizar a comunidade era difícil de entender e criava mais problemas do que soluções. Por outro lado, o termo “ecossistema” que estava propondo, descrevia melhor o mundo que estava sendo estudado pelos ecólogos. Como se estava analisando não apenas os organismos que constituíam a comunidade, mas também os fatores físicos que constituíam o meio ambiente em que eles viviam não deveria haver uma separação entre eles (Kingsland, 2005, p. 84).

Embora Tansley admitisse que o isolamento de ecossistemas fosse a única forma que permitia estudá-los, via isso como uma situação artificial, pois eles se interpenetram e interagem uns com os outros, apesar de que na natureza pudesse haver alguns que são mais isolados e autônomos do que os outros. Sua organização resultava da interação e ajuste de seus componentes. Se essa organização não ocorresse o sistema entraria em colapso ou tornar-se-ia incipiente (Tansley, 1935, p. 300).

É interessante mencionar que para Tansley existe uma seleção natural entre os ecossistemas incipientes e aqueles que atingem um equi-



librio<sup>10</sup> mais estável, sobrevivem por mais tempo (Tansley, 1935, p. 300).

Uma mudança considerável no clima pode ocasionar a destruição de um ecossistema de qualquer região geográfica e sua substituição por outro<sup>11</sup> (Tansley, 1935, p. 302).

O ecossistema faz parte dos sistemas que existem na natureza e se desenvolvem gradualmente tornando-se cada vez mais integrados e ajustados em equilíbrio. Ao estágio de maior integração e proximidade do equilíbrio dinâmico perfeito Tansley chamou de “clímax” (Tansley, 1935, p. 334).

Assim, de acordo com Tansley, os ecossistemas se desenvolvem em direção a uma maior integração e estabilidade, o clímax. Porém, apesar disso, sua estabilidade pode variar e alguns deles se desintegram no decorrer do tempo. O ponto central é que as plantas, animais, clima e solo são elementos importantes para o reconhecimento de um ecossistema (Kingsland, 2005, p. 184).

O ecossistema é também composto pelos complexos climáticos regionais, o complexo do solo, além do complexo do organismo ou bioma. O complexo do solo é desenvolvido em parte pelas rochas subjacentes, em parte pelo clima e em parte pelo bioma (Tansley, 1935, p. 300).

No bioma, a vegetação é de extrema importância, exceto em alguns casos como, por exemplo, nos ecossistemas marinhos. Os animais dependem direta ou indiretamente da vegetação. Isso não significa que os animais não tenham um efeito importante sobre a vegetação e no complexo do organismo com um todo. Embora possam alterar a estrutura do clímax da vegetação, isso não ocorre geralmente (Tansley, 1935, p. 301).

Apesar de Tansley e Clements se concentrarem no estudo das comunidades de plantas, eles reconheciam o efeito dos animais no

---

<sup>10</sup> Tansley mencionou que a ideia de um “equilíbrio dinâmico” já havia sido considerada por Phillips, porém era anterior tendo sido trabalhada por Hume ou mesmo por Lucretius (Tansley, 1935, p. 399). Podemos acrescentar que ela aparece também em Linné.

<sup>11</sup> Tansley explicou que isso seria o que Clements chamou de *clisere* e fez referência ao artigo de Clements sobre a sucessão de plantas (Clements, 1916).

início ou na inibição da sucessão ecológica (McIntosh, 1998, p. 81). Porém, eles viam de modo diferente o papel dos seres humanos nos ecossistemas.

Na visão de Clements e alguns de seus seguidores, os seres humanos não são componentes do “organismo complexo” e é possível identificar o estado natural após eles terem entrado em cena. Por outro lado, Tansley preferiu fugir do conceito de organismo complexo em vez de redefini-lo. Ele fez uma distinção entre o impacto das sociedades tribais vistas como fazendo parte da comunidade natural e os humanos modernos que, por ser mais destrutivos, a seu ver, não fariam parte da comunidade ecológica. No entanto reconheceu que nem sempre era fácil fazer a distinção entre ambos (Kingsland, 2005, p. 185).

Entre os diversos tipos de ecossistemas Tansley incluiu aqueles que são criados pelos humanos. Porém nesse último caso, os processos diferiam daqueles que ocorriam nos sistemas “naturais”. Os humanos produziam um impacto considerável em certas paisagens e nas relações ecológicas entre os outros organismos. Enfatizou que a concepção de “organismo complexo” era inadequada para a análise desses processos, porque era limitada e oferecia uma visão incompleta do mundo. Já o conceito de ecossistema era mais abrangente e permitia ver qual era a participação dos humanos (Kingsland, 2005, p. 185).

Tansley sugeriu que deveria ser feito um trabalho conjunto entre os ecólogos de animais e plantas. Em suas palavras:

De todo o modo, deixemos os ecólogos de animais e plantas juntos estudarem a composição, estrutura e comportamento do bioma. Somente após terem feito isso, tomaremos posse dos fatos que, por si sós, permitirão que tenhamos uma visão completa da vida no bioma, pois tanto os animais como as plantas são seus componentes. (Tansley, 1935, p. 304)

Ele explicou que para haver essa cooperação não era necessário formular uma concepção não natural de *comunidade* biótica. Bastava lidar com um *sistema* cujos componentes eram os animais e plantas juntamente com o clima e solo (Tansley, 1935, p. 335).

## 4 ALGUNS DESDOBRAMENTOS

Nas quase duas décadas que transcorreram após a publicação de Tansley (1935), o termo ecossistema (*ecosystem*), surpreendentemente, pouco apareceu em publicações na Grã-Bretanha (Willis, 1997, p. 268). No âmbito mundial esteve presente na literatura de forma esporádica<sup>12</sup>. Foi utilizado pelo ecólogo norte-americano Raymond Lindeman (1915-1942) que assim o caracterizou:

O ecossistema pode ser formalmente definido como um sistema composto por processos físico-químico-biológicos que atuam dentro de uma unidade de espaço-tempo de alguma magnitude. (Lindeman, 1942, p. 400)

É possível que o falecimento de Lindeman em 1942 tenha contribuído para que fosse retomado somente na década de 1950<sup>13</sup>. Nessa época ocorreu a introdução de algumas ideias que não faziam parte da proposta original do ecólogo inglês. Uma delas foi a ênfase nos ciclos de nutrientes, como o carbono e nitrogênio, através dos componentes bióticos e abióticos do sistema em um caminho circular. Outra foi na via única do fluxo de energia através do sistema. Esse fluxo não se referia apenas à alimentação dos organismos, mas também em como eles dispendiam energia em suas atividades vitais. Assim, a análise dos processos característicos dos ecossistemas passou a se concentrar nos ciclos químicos que ocorriam dentro do sistema e no fluxo de energia através dele (Kingsland, 2005, p. 185).

Os irmãos Eugene e Tom Odum ao redefinir a ecologia na década de 1950 atribuíram ao conceito de ecossistema um papel central no estudo ecológico (Kingsland, 2005, p. 189).

Em *Fundamentals of ecology* (1953), Eugene Odum (1913-2002) reconheceu dois componentes do ecossistema: autotróficos e heterotróficos. Indicou também quatro constituintes: abióticos, produtores, consumidores e decompositores (Willis, 1997, p. 269).

---

<sup>12</sup> Por exemplo, sete anos após (1942) em um artigo de autoria de Raymond Laurel Lindeman (1915-1942).

<sup>13</sup> De acordo com Willis, o termo foi utilizado por P. W. Richards ao se referir à importância do solo em relação à vegetação (Willis, 1994, p. 268).

De acordo com Kingsland, Eugene Odum transferiu suas ideias relacionadas à fisiologia do indivíduo ao ecossistema como um todo. Isso reforçou a concepção de que o ecossistema podia ser considerado como uma entidade auto-reguladora e mais concreta. Essa estratégia pode ser comparada àquela adotada por Clements ao descrever a comunidade de plantas como um “organismo complexo”. Porém os Odum foram mais longe procurando mensurar as funções metabólicas do sistema e pensando o ecossistema de forma mais ampla conforme sugerido por Tansley (Kingsland, 2005, p. 194). No final da década de 1960, Eugene Odum assim definiu ecossistema:

O ecossistema ou sistema ecológico é considerado como a unidade de organização biológica composta por todos os organismos em uma dada área (isto é, comunidade). Eles interagem com o meio físico de forma que o fluxo de energia leva a uma estrutura trófica característica e ciclos materiais dentro do sistema. (Odum, 1969, p. 164)

## 5 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Algumas concepções presentes no conceito de ecossistema conforme proposto por Tansley (1935) já faziam parte do pensamento de outros autores de períodos anteriores. Por exemplo, durante o século XIX, a interação existente na natureza em Forbes ([1887], 1925) na descrição do lago como um microcosmo ou em Cowles (1889, p. 184) ao se referir à “natureza simbiótica” entre as plantas e o meio na formação das dunas ao redor do Lago Michigan (Willis, 1997, p. 268). Porém, coube a Tansley organizar essas ideias e propor o conceito de ecossistema. Seria importante que ele tivesse dado crédito a Clapham pela sugestão do termo “ecossistema”.

Tanto propostas anteriores com uma ideia de integração na natureza com os conceitos com os quais Tansley não concordava, contribuíram para que ele formulasse o conceito de ecossistema.

A análise desenvolvida mostrou que o processo de institucionalização de uma ciência envolve não apenas a criação de sociedades científicas, periódicos (em que Tansley teve participação ativa), disciplinas nas universidades, formação de especialistas, mas também um consenso no que diz respeito à terminologia empregada, o que pode demorar algum tempo, como ocorreu no caso que estudamos. Como

ocorreu em outras áreas, existe sempre um período em que coexistem diversas terminologias até que se chegue a um acordo sobre quais delas serão adotadas. Além disso, por trás dessas terminologias existe sempre uma teoria que deve ser considerada. Isso ocorreu também com a Genética nas primeiras décadas século XX<sup>14</sup>. É importante mencionar que a proposta do conceito de ecossistema que envolve integração ocorreu em um período de desintegração, entre as duas Grandes Guerras.

Foi possível perceber também que o conceito proposto por Tansley foi sofrendo modificações com a introdução de novos elementos, de acordo com as concepções científicas da década de 1950 ou mesmo posteriores. Além disso, foram sendo introduzidas novas ideias.

Um estudo detalhado das modificações que foi sofrendo o conceito de ecossistema no decorrer do tempo e seu contexto, pode ser muito elucidativo sobre a natureza da ciência e sobre a dinâmica do pensamento científico, possibilitando um melhor conhecimento da ciência atual.

## **AGRADECIMENTOS**

O primeiro autor agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal do Nível Superior (CAPES) e a segunda autora agradece ao Conselho para o Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio recebido que viabilizou esta pesquisa.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- ACOT, Pascal. *História da ecologia* [1988]. Trad. Carlota Gomes. 2. ed. Rio de Janeiro: Campus, 1990.
- ANKER, Peter. *Imperial Ecology: environmental order in British Empire, 1895-1945*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2001.

---

<sup>14</sup> Por exemplo, o cromossomo X foi considerado “corpúsculo”, “falso nucléolo”, “cromossomo acessório” (determinante da masculinidade) e finalmente cromossomo X (que em dose dupla, determinava a feminilidade).

- . The context of ecosystem theory. *Ecosystems*, **5** (7): 611-613, 2002.
- ALLEN, Garland E. Thomas Hunt Morgan: materialism and experimentalism in the development of modern Genetics. *Social Research*, **51**: 709-738, 1984.
- ARÊDES, Marília Nunes. *Humboldt e a geografia das plantas*. São Paulo, 2001. Dissertação (Mestrado em História da ciência) – Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo.
- CLEMENTS, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Publication 242. Washington, D. C.: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- COWLES, Henry Chandler. The ecological relations of the vegetation in the sand dunes of Lake Michigan. *The Botanical Gazette*, **27**: 95-117; 167-202; 281-308; 361-391, 1889.
- FORBES, Stephen A. The lake as microcosm. *Bulletin of the Peoria Scientific Association*, pp. 77-87, 1887. Reprinted in *Bulletin of the Illinois State Natural History Survey*, **15**: 537-550, 1925.
- GODWIN, Harry. Arthur George Tansley, 1871-1955. *Biographical Memoirs of the Fellows of the Royal Society*, **36**: 227-246, 1957.
- . Sir Arthur Tansley: the man and the subject: The Tansley Lecture, 1976. *Journal of Ecology*, **65** (1): 1-26, 1977.
- GOLLEY, Frank Benjamin. *A history of the ecosystem concept in ecology. More than the sum of parts*. New Haven/London: Yale University Press, 1993.
- KELLER, David R.; GOLLEY, Frank B. *The philosophy of ecology. From science to synthesis*. Athens/London: The University of Georgia Press, 2000.
- KINGSLAND, Sharon. *The evolution of American ecology. 1890-2000*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005.
- LINDEMAN, Raymond. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**: 399-418, 1942.
- ODUM, Eugene P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders, 1953.
- . The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262-270, 1969.

- PHILLIPS, John. The biotic community. *Journal of Ecology*, **19**: 1-24, 1931.
- . Succession, development and climax and the complex organism. An analysis of concepts. Part I. *Journal of Ecology*, **22** (2): 554-571, 1934.
- . Succession, development and climax and the complex organism. An analysis of concepts. Part II. *Journal of Ecology*, **23**: 210-246, 1935 (a).
- . Succession, development and climax and the complex organism. An analysis of concepts. Part III. *Journal of Ecology*, **23**: 488-508, 1935 (b).
- TANSLEY, Arthur George *New psychology and its relation to life*. London: Allen and Unwin, 1920 (a).
- . The classification of vegetation and the concept of development. *Journal of Ecology*, **8**: 118-144, 1920 (b).
- . TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**: 284-307, 1935.
- THOMAS, Frank R. [Critical review]. ANKER, Peter. Imperial Ecology: environmental order in British Empire, 1895-1945. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2001. *Human Ecology*, **33**: 143-145, 2005.
- WILLIS, A. J. Arthur Roy Clapham, 1904-1990. *Biographical Memoirs of the Fellows of the Royal Society*, **39**: 73-90, 1994.
- . The ecosystem: an evolved concept reviewed historically. *Functional Ecology*, **11**: 268-271, 1997.

**Data de submissão:** 11/11/2015

**Aprovado para publicação:** 02/02/2016

## Subordinación explicativa de la *construcción de nichos* a la *selección natural*

Gustavo Caponi\*

**Resumen:** Cuando se dice que los nichos ecológicos son parcialmente contruidos por los organismos que los ocupan, se está aludiendo a la innegable contribución de los propios seres vivos en la determinación y configuración de las variables que definen sus ambientes ecológicos y selectivos. Sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de esa idea, y aceptando que la misma pone en el centro de nuestra atención cuestiones que quizá no hayan sido debidamente consideradas por ecólogos y biólogos de la evolución, creo que – en contra de lo afirmado por los principales teóricos de esa temática – no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa “en conjunción” con la selección natural. La construcción de nichos, en todo caso, es un aspecto de la dialéctica entre el viviente y su medio que inevitablemente debe ser considerado en todas las explicaciones por selección natural. El estatuto explicativo de la construcción de nichos sería análogo, en este sentido, al de la lucha por la vida; pero no al de la selección natural.

**Palabras clave:** adaptación; construcción de nichos; ecología; evolución; selección natural

### **Explanatory subordination of *niche construction* to *natural selection***

**Abstract:** When it's said that ecological niches are partially built by the organisms that occupy them, that means the undeniable contribution of living beings in determining and setting the variables that define their ecological and selective environments. Without reject the ecological and evolutionary significance of that idea, and accepting that it puts at the center of our atten-

---

\* Departamento de Filosofia, Universidade Federal de Santa Catarina. Caixa Postal 476, CEP 88.010-970, Florianópolis, Santa Catarina. E-mail: gustavoandrescaponi@gmail.com



tion issues that may not have been properly considered by ecologists and evolutionary biologists, I think - contrary to what is stated by the main theorists of the subject - that is not possible to argue that niche construction constitute an evolutionary factor concomitant with natural selection: it is not possible to think of it as if it were an agent acting “in conjunction” with natural selection. Construction of niches, in any case, is an aspect of the dialectic between the living and their environment that inevitably must be considered in all explanations by natural selection. The explanatory status of niche construction would be similar, in this sense, to the status of struggle for life; but never similar to natural selection status.

**Key-words:** adaptation; ecology; evolution; natural selection; niche construction

## 1 INTRODUCCIÓN

En la literatura sobre evolución de los últimos años abundan las referencias a factores causales distintos de la selección natural, y también distintos de otros factores evolutivos clásicos como la deriva génica y la migración. Factores causales que – conforme se nos dice – deberían ser mejor y más considerados a la hora de explicar los más diversos procesos evolutivos. Entre esa pléyade de otros factores, quizá los más destacados y mejor comprendidos sean los constreñimientos ontogenéticos que indudablemente pautan la dirección y la secuencia de los procesos evolutivos (Caponi, 2012). Pero *hay más cosas*; y entre ellas está la llamada *construcción de nichos*<sup>1</sup>: una serie de fenómenos, cuya relevancia ecológica y evolutiva es sin duda crucial; y que, no obstante eso, pudieron no haber sido suficientemente considerados en los desarrollos efectivos de la Ecología y la Biología Evolucionaria (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003; Laland & Coolen, 2007; Odling-Smee, 2009).

Pero, sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de los fenómenos que caen bajo ese rótulo, y aceptando que los mismos pudieron no haber sido debidamente considerados por ecólogos y biólogos de la evolución, creo que – en contra de lo dicho por Kevin Laland; John Odling-Smee; William Hoppitt; y Tobias Uller (2013, p.

---

<sup>1</sup> Al respecto, véase: Pigliucci & Müller (2010, p. 11); Laland *et al.* (2011, p. 1514); y Laland *et al.* (2014, p. 162).

737) – no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa “en conjunción” con la selección natural. La construcción de nichos, en todo caso, es uno de los tantos aspectos de esa dialéctica entre el viviente y su medio que debe ser siempre considerada en las explicaciones por selección natural; y es eso que intentaré mostrar en este trabajo.

## 2 EL VIVIENTE Y *SU* MEDIO

Según Richard Lewontin (1979, p. 143; 2000, p. 43), el concepto de *adaptación* arrastra consigo la idea de una adecuación de los perfiles de los seres vivos a exigencias del ambiente que estarían planteadas y configuradas a priori de la existencia y de las particularidades de dichos seres (Lewontin, 2000, p. 44). Al decir de Lewontin (*ibid.*, p. 43), la “adaptación es literalmente el proceso de encaje de un objeto a una demanda preexistente”; y es así que ella habría sido considerada por la Teoría de la Selección Natural: “Los organismos se adaptan al ambiente porque el mundo exterior adquirió sus propiedades independientemente de los organismos, que se adaptan o mueren” (*ibid.*, p. 43).

Por eso, en contra de esa imagen pasiva de la relación entre el viviente y su medio, Lewontin (1979, p. 143) subraya dos categorías de fenómenos que convergen, y hasta se fusionan, en la idea de *construcción de nichos*: aludo a lo que llamaré “delimitación del ambiente ecológico”; y también a lo que denominaré “transformación del ambiente ecológico”. Dos nociones que no siempre los seguidores de Lewontin – los teóricos actuales de la *construcción de nichos* como John Odling-Smee y Kevin Laland – distinguen claramente de otras dos nociones a las que también habré de referirme más adelante: la *delimitación del ambiente selectivo*; y la *transformación del ambiente selectivo*. Y es claro que la partición entre ambiente ecológico y ambiente selectivo que aquí estoy suponiendo es esa que Robert Brandon (1990, pp. 47-50) supo especificar y resaltar (Caponi, 2012, p. 99).

Lo que estoy denominando *delimitación del ambiente ecológico* es la determinación, en virtud de las características fisiológicas, morfológicas y etológicas de los propios de seres vivos, de cuáles serán los aspectos de su ambiente exterior que resultaran relevantes para la realización

de sus ciclos vitales. A eso aludía Lewontin (2000, p. 51) cuando decía que “los organismos determinan qué elementos del mundo externo están articulados en la configuración de su ambiente y cuáles son las relaciones con esos elementos que son relevantes para ellos”. Es decir: en función de las preferencias alimentares de cada especie animal, de los modos de funcionar de sus órganos sensoriales, de la configuración de su sistema nervioso, de los ritmos de su metabolismo, y también en virtud de la propia morfología de cada especie, se determina qué aspectos del mundo producen un entorno ecológicamente relevante para cada organismo (Lewontin, 2000, p. 52).

Y eso a lo que Lewontin (1979, p. 143) estaba aludiendo ahí – creo que vale subrayarlo – no es exactamente lo mismo que aquello a lo que Jakob Von Uexküll ([1909], 1945, pp. 60-65) aludía con la noción de *umwelt*. Lewontin podría decir, sí, que el *umwelt* de cada especie, el modo en que cada especie registra y decodifica la información proveniente de su entorno (Baravalle, 2014, p. 379), es ciertamente fundamental en la delimitación de su ambiente ecológico. Pero no es por eso que ese ambiente dejará de ser descrito en términos de variables que son manipulables con independencia del registro que de ellas pueda tener el animal cuyo ciclo vital se vea directamente afectado por ellas. Aunque ni la rana ni el sapo perciban un tóxico que contamina el estanque en torno del cual viven, ese elemento afectará más a la rana cuyas incursiones acuáticas son más frecuentes y prolongadas que la del sapo. El tóxico no está en el *umwelt* de ninguna de las dos especies; sin embargo, debido a sus diferentes pautas comportamentales, esa variable integra el *ambiente ecológico* de ambas, afectándolas diferentemente: aunque ni el sapo, ni la rana, puedan percibirla.

Pero, conforme lo señalé, esa delimitación de las variables ecológicas relevantes que resulta del propio viviente, no es el único elemento de la idea de *construcción de nichos*. Hasta ahí se podría pensar en una delimitación de variables ambientales que en nada cambia el estado de dichas variables; y eso no es todo: también se puede hablar de una *transformación del ambiente ecológico* (Odling-Smee *et al.*, 2003, pp. 1-2). Con toda pertinencia, Lewontin – y como él todos los teóricos más actuales de la *construcción de nichos*<sup>2</sup> – también subraya que “los orga-

---

<sup>2</sup> Véase: Sterelny (2001, p. 333); Odling-Smee, Laland & Feldman, (2003, p. 11);

nismos no sólo determinan qué aspectos del mundo exterior son relevantes para ellos en virtud de las peculiaridades de su forma y metabolismo, sino que además ellos activamente construyen, en el sentido literal de la palabra, un mundo alrededor de ellos” (Lewontin, 2000, p. 54). Y es a ese mundo parcialmente autoproducido, no a un entorno exterior predefinido, que el organismo debe adaptarse para sobrevivir (Casanueva & Martínez, 2014, p. 339).

Importa mucho subrayar, por otra parte, que esa *transformación del ambiente ecológico* que también forma parte de lo que se denomina “construcción de nicho”, no excluye los efectos de las actividades de los seres vivos que son deletéreos para los propios organismos que los producen<sup>3</sup>. El consumo de recursos escasos, que se transforman en desechos que después son tóxicos para los propios congéneres y aun para la propia descendencia de esos consumidores, sería un ejemplo paradigmático de transformación disfuncional del ambiente (Lewontin, 2000, p. 59; Laland, Odling-Smee & Feldman, 2001, p. 117); y es atendiendo a ese tipo de fenómenos que Odling-Smee (2009, p. 73) distingue entre una construcción de nicho positiva y otra negativa: en la primera, nos dice, se incrementa la aptitud de los organismos que la producen; en el segundo caso, esa aptitud decrece.

Así, considerando esto que venimos diciendo, uno puede sentirse inclinado a concluir que la expresión “construcción de nichos” no es más que un nuevo rótulo para un conjunto hechos, que además de ser bastante obvios, también son de larga data conocidos (Odling-Smee *et al.*, 2003, pp. 1-2); y, en cierto modo, los propios teóricos de la construcción de nichos así lo reconocen (*ibid.*, p. xi): siempre se supo que las actividades de los organismos producen cambios en el ambiente (Odling-Smee, 2009, p. 81). En “El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre”, sin ir más lejos y para dar un ejemplo sacado de la biblioteca de Lewontin, Engels ya decía que: “Los animales [...] modifican con su actividad la naturaleza exterior [...], y esas modificaciones provocadas por ellos en el medio ambiente repercuten

---

Odling-Smee (2009, p. 74); y Laland, Odling-Smee & Feldman (2011, p. 1514).

<sup>3</sup> Así lo subrayan: Sterelny & Griffiths (1999, p. 268); Lewontin (2000, p. 56); Laland & Coolen (2007, p. 85); Odling-Smee (2010, p. 176); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 1).

[...] en sus originadores, modificándolos a su vez” (Engels, ([1876], 1983, p. 378).

Pero no hay por qué conformarse con precursores aislados: el reconocimiento de que los seres vivos responden a un medio que, en gran parte, es producto de sus propias actividades, es el eje sobre el cual se construyó el concepto de *ecosistema* (Golley, 1993, p. 24). Sin embargo, que esos hechos hayan sido reconocidos, no los hace menos relevantes; y es muy posible que la Biología Evolucionaria haya descuidado algunas consecuencias importantes que de ellos se seguían (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 2; Odling-Smee, 2009, p. 69).

Esta última, de todos modos, es una cuestión que no puede ser dirimida por la Filosofía de la Ciencia: es a los biólogos que compete discutirla. En cambio, lo que sí cabe examinar desde un punto de vista epistemológico, es la pretensión de que la construcción de nichos constituya, como dije al inicio, un agente causal concomitante con la selección natural (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 2)<sup>4</sup>; al punto de poder también llegar a decirse que ella sea algo tan potente cuanto está última (Odling-Smee, 2009, p. 78; 2010, p. 176). La comparación que ahí se insinúa supone una distinción; y es la legitimidad de esa distinción que aquí cabe cuestionar.

### 3 INTERACCIÓN Y SELECCIÓN

El argumento al que se apela para justificar esa distinción es relativamente simple; y parte de la idea de que las presiones selectivas son agentes causales ambientales que se configuran con independencia de los seres vivos por ellas afectados. Éstos, por lo tanto, deberían ajustarse a esas presiones (Laland & Coolen, 2007, p. 84). Mientras tanto, cuando se alude a la construcción de nichos, las cosas se estarían pensando de otra manera: los efectos de la construcción de nichos, al intervenir en la determinación de las variables del ambiente ecológico, también inciden en la configuración de las presiones selectivas<sup>5</sup>.

---

<sup>4</sup> Al respecto, véase: Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, p. 117); Laland & Coolen (2007, p. 85); Alvarez (2013, p. 345); y Casanueva & Martínez (2014, p. 339).

<sup>5</sup> Al respecto, Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, p. 117); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 8); Jablonka & Lamb (2005, p. 176); y Casanueva & Martínez (2014, p. 338).

El problema está en la afirmación, insistentemente repetida, de que eso vendría a contradecir una supuesta concepción estándar de la selección natural. Una putativa *concepción estándar* según la cual las presiones selectivas son agentes causales, o variables ambientales, independientes de los seres vivos que ellas afectan e inmunes a los cambios los mismos puedan padecer. La idea de construcción de nichos, en cambio, nos haría pensar en una causación recíproca entre evolución ambiental y evolución orgánica<sup>6</sup>. La cuestión, sin embargo, está en que esa es una representación inadecuada de lo que, bajo todo punto de vista, puede entenderse por *presión selectiva*.

La reciprocidad o co-determinación causal a la que aluden los teóricos de la construcción de nichos, está inevitablemente presente en toda y en cualquier presión selectiva que podamos imaginar. Una presión selectiva nunca puede depender, y acentuarse o atenuarse, en virtud de factores puramente ambientales que quepa considerar con independencia del linaje a ella sometido. Esto es así, antes que nada, porque la propia idea de *presión selectiva* supone la existencia de una población en la cual se dan diferentes estados de un carácter tales que ellos permitan, o un aprovechamiento desigual de una oportunidad ofrecida por el ambiente, o una respuesta también desigual a una amenaza planteada por ese mismo ambiente en el que la población medra.

Para que en una población de hierbas surja una presión selectiva favorable a una mayor resistencia a la falta de humedad, es obvio que no alcanza con que haya sequías. Para ello es necesario que, en dicho linaje, surjan formas variantes que, por sus características heredables, sean más resistentes a la falta de humedad que otras y por eso gocen de un mayor éxito reproductivo diferencial (Brandon, 1990, p. 65; Caponi, 2012, p. 107). De esa manera sí podrá haber cambio transgeneracional en las frecuencias de los estados alternativos de un carácter (Caponi, 2013a, p. 207).

Esa presión selectiva, por otra parte, será más o menos intensa en virtud, no sólo de la frecuencia o la dureza de esas sequías, sino que

---

<sup>6</sup> Así nos lo dicen: Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 16); Odling-Smee (2009, p. 70); Laland *et al.* (2011, p. 1512); Laland *et al.* (2013, p. 725); Laland *et al.* (2014, p. 162); y Casanueva & Martínez (2014, p. 339).

también dependerá de las diferencias de tolerancia a la falta de humedad que presentes las variantes en pugna. Si esa diferencia no es demasiado marcada, la presión a favor de las variantes más resistentes no será muy intensa; y esto nos indica, otra vez, que las presiones selectivas no se definen por variables puramente ambientales, sino que dependen de las posibilidades que ofrece el propio linaje en evolución.

Pero la imposibilidad de definir presiones selectivas con independencia del linaje que a ellas se sometería, no sólo tiene que ver con la existencia o con la posibilidad de producir estados variantes de un carácter que dicho linaje presente. La *delimitación del ambiente selectivo* – porque es de eso que ahora estamos hablando – también tiene que ver con el modo en el que ese linaje se relaciona, en cada momento de su historia evolutiva, con el entorno en el que sus poblaciones medran.

Uno puede pensar que para un rumiante herbívoro que habita en una sabana infestada de carnívoros que se los quieren devorar, nada podría ser más beneficioso que poder correr con mayor velocidad para así fugarse más fácilmente de esos predadores. Pero si la estrategia defensiva de ese rumiante no es la fuga, y sí hacer frente grupalmente a esos predadores; entonces, la capacidad de correr con mayor velocidad que algunos individuos podrían eventualmente presentar, aun siendo muy común y hereditariamente transmisible, nunca daría lugar a una presión selectiva tendiente a acentuarla y a incrementar su frecuencia.

El modo de vida, el modo de comportarse de esos rumiantes, producto de presiones selectivas pretéritas, determina así la naturaleza de las posibles presiones selectivas subsiguientes a las que el linaje podría quedar sometido. Ya lo decía Monod en *El azar y la necesidad*:

Otra dificultad para la teoría selectiva proviene de haber sido demasiado a menudo comprendida, o presentada, como dependiente de las solas condiciones del medio exterior como agentes de selección. Ésta es una concepción completamente errónea. Porque las presiones de selección que ejercen sobre los organismos las condiciones externas, no son en ningún caso independientes de las performances teleonómicas características de la especie. Organismos diferentes viviendo en el mismo *niche ecológico*, tienen con las condiciones externas (comprendidos los demás organismos),

interacciones muy diferentes y específicas. Son esas interacciones específicas, en parte *escogidas* por el mismo organismo, las que determinan la naturaleza y la orientación de la presión de selección que él sufre. Digamos que las *condiciones iniciales* de selección que encuentra una mutación nueva, comprenden a la vez, y de forma, insoluble, el medio exterior y el conjunto de las estructuras y performances del aparato teleonómico. (Monod, [1970], 1971, pp. 139-140)

Es verdad, Monod confunde y superpone ahí el hablar de organismos con el hablar de linajes (Caponi, 2011); cosa que equivale a confundir el orden de las causas próximas con el orden de las causas remotas (Caponi, 2013a). Pero conforme lo veremos un poco más adelante, ese error también lo cometen – sistemáticamente y desde Lewontin en adelante – todos los teóricos de la construcción de nichos; y creo que, en lo que atañe a ese pasaje de *El azar y la necesidad*, se lo debe pasar por alto para así poder entender el núcleo de lo que Monod quería indicar: las presiones selectivas sólo se configuran a partir del propio linaje en evolución. En ningún caso ellas dependen exclusivamente de condiciones externas a él. Por el contrario, esas presiones dependen de lo que la historia evolutiva pasada ya hizo de ese linaje; y tampoco importa aquí que Monod, un biólogo de laboratorio, haya usado de modo incorrecto el término “nicho ecológico”, confundiéndolo con lo que simplemente hubiese convenido llamar “ambiente externo” (Brandon, 1990, p. 67).

Lo que importa aquí es su clara visión de que el “ambiente selectivo” no se identifica con ese “ambiente externo” (Brandon, 1990, p. 68), dependiendo de una estrategia adaptativa previamente definida. Eso es muy importante para nuestra discusión porque pone en evidencia que la crítica a la supuesta concepción *llave-cerradura* de la adaptación que estaría en la base de las explicaciones por selección natural, es sólo una crítica a una mala comprensión de la naturaleza de dichas explicaciones. Éstas no pueden suponer un modelo *llave-cerradura* de la adaptación, porque las presiones selectivas, siempre e inevitablemente, se delinearán en virtud de los propios linajes en evolución.

Es cierto: los teóricos de la construcción de nichos no sólo aluden a esa *delimitación del ambiente selectivo* tan pertinentemente apuntada por Monod. Aunque en general confunden ambas cosas, ellos también se refieren a una *delimitación del ambiente ecológico* ejercida por los propios



organismos, independientemente de la existencia de variantes seleccionables. En función de su propia plasticidad fenotípica – que incluye no sólo lo que habitualmente llamaríamos “adaptación fisiológica” sino que también abarca modificaciones en preferencias y comportamientos – los seres vivos pueden relacionarse diferentemente con su ambiente ecológico; y estas diferencias, si existen variantes hereditarias que así lo permitan, también redundarán en modificaciones del ambiente selectivo. En este caso, se dirá, serán los propios organismos los que ayudaran a configurar las presiones selectivas que afectarán al linaje; y eso puede considerarse como el mejor ejemplo de que la construcción de nichos puede actuar como un agente evolutivo concomitante con la selección natural.

No hay ahí, sin embargo, ninguna concomitancia entre factores diferentes: lo que ocurre es sólo un ejemplo más de la obvia e insalvable imposibilidad de caracterizar un ambiente selectivo, sin aludir al ambiente ecológico. Aquél, es verdad, no se reduce a éste. El ambiente ecológico por sí mismo, sea cual sea la incidencia de los organismos en su configuración, es insuficiente para delimitar presiones selectivas: éstas, ya lo dije, dependen de una oferta de variantes. Pero no por eso deja de ser perogrullescamente cierto que el ambiente selectivo tampoco puede configurarse sin la intervención de variables ecológicas.

Por eso, en la medida en que las interacciones de los seres vivos en cuestión son claves en la definición de esas variables, también tendremos que aceptar que esas interacciones siempre van a contribuir en la determinación de las presiones selectivas. En realidad, pensar en presiones selectivas sin interacciones ecológicas es como pensar en fuerzas gravitacionales sin cuerpos. Por lo mismo, esas interacciones, de la naturaleza que sean, nunca pueden ser consideradas, entonces, como algo paralelo a las presiones selectivas. Ellas son un elemento constitutivo de dichas presiones; inherentes a ellas. Es como si dijésemos: sin organismos interactuando con el ambiente no hay presiones selectivas; y al decir eso no estamos agregando nada a las explicaciones por selección natural: sólo estamos indicando cómo es que ellas se construyen.

Los cambios comportamentales, hereditarios o aprendidos, nos dan un buen ejemplo de cómo las contingencias ecológicas redundan

en cambios del ambiente selectivo. Mayr ya aludía a ello en *Animal species and evolution*. Ahí podemos leer: “Un desplazamiento hacia un nuevo nicho o zona adaptativa se inicia, casi sin excepción, por un cambio de conducta. Las otras adaptaciones a un nuevo nicho, particularmente las estructurales, se adquieren en segundo término” (Mayr 1963, p. 604)<sup>7</sup>. La estructura va así a la saga del comportamiento, o del uso; pero siempre por la mediación de un mecanismo selectivo.

Es claro, por otra parte, que la eficacia de esos desvíos comportamentales en la configuración de una presión selectiva, depende de que ellos tengan cierta estabilidad, o cierto nivel de *recurrencia ontogenética transgeneracional*; y es por eso que la idea de una *herencia expandida* (Oyama, 1985; Jablonka & Lamb, 2005) puede ser muy importante aquí. Los teóricos de la *construcción de nichos* aluden a ella cuando hablan de “herencia social” y de “herencia ecológica”<sup>8</sup>. La *teoría de los sistemas de desarrollo* tiene una marcada *afinidad electiva* con la *teoría de la construcción de nichos* (Sterelny, 2001; 2009).

Ya dije, sin embargo, que la idea de *construcción de nichos* abarca algo más que esa delimitación de las variables ecológicamente relevantes para ciertos seres vivos que puede redundar en la delimitación de las presiones selectivas. La construcción de nichos también abarca los efectos producidos en el ambiente por el propio accionar de los seres vivos (Laland, Odling-Smee & Feldman, 2011, p. 1514). Tales efectos, se nos dice con toda razón, modifican el ambiente de forma significativa; y eso puede acarrear modificaciones importantes en las variables ambientales que están involucradas en la configuración de las presiones selectivas (*ibid.*, p. 1514): es ahí que aparece la *transformación del ambiente selectivo* que es ejercida por los propios vivientes.

Esto, con todo, tampoco trae demasiadas novedades para la Teoría de la Selección Natural. La modificación del ambiente que las plantas producen al almacenar más humedad en sus tejidos, es un fenómeno ecológico que podrá tener, o no tener, efectos evolutivos –

---

<sup>7</sup> Los teóricos de la *construcción de nichos* también citan esta tesis de Mayr como precursora de sus propias tesis (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003, p. 29).

<sup>8</sup> Al respecto véase: Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, pp. 118-119); Sterelny (2001, pp. 337-338); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 12); Odling-Smee (2009, pp. 80-81); y Laland, Odling-Smee & Feldman (2011, p. 1514).

podrá o no resultar en presiones selectivas – dependiendo, otra vez, de que en esa población surjan, o no, variantes heredables que permitan una respuesta más eficiente a esa nueva configuración del ambiente que las propias hierbas generaron. El cambio que los seres vivos producen en el ambiente, redundando en las modificaciones de esas interacciones ecológicas que necesariamente están entre los factores constituyentes de una presión selectiva; pero los agentes del cambio evolutivo siguen siendo las propias presiones selectivas.

Eso también vale para esas modificaciones del ambiente ecológico que hasta pueden ser consideradas como *extensiones del fenotipo* (Dawkins, 1999). La creación de estructuras complejas, como los diques de los castores y los hormigueros, generan la posibilidad de presiones selectivas distintas de aquellas que premiaron la propia capacidad de generar esas estructuras. La propia existencia de estas últimas, puede redundar en presiones selectivas que premien variantes hereditarias que posibiliten una interacción, o un uso, más eficiente de esos productos de la tecnología animal. Y eso tampoco deja de aplicarse a la cultura (Alvarez, 2013, p. 353).

Se puede decir, incluso, que “el pensamiento simbólico creó un ambiente cultural al cual el cerebro se adaptó” (Laland & Coolen, 2007, p. 87). Pero lo ahí ocurrido debe entenderse en los términos seleccionistas en los que Jacques Monod pensó la relación evolutiva entre pensamiento y lenguaje cuando su Lección inaugural de la *Cátedra de Biología Molecular* del *Collège de France*, el 3 de noviembre de 1967:

La aparición del lenguaje habría podido preceder, tal vez desde tiempo, la emergencia del sistema nervioso central propio de la especie humana y contribuir de manera decisiva a la selección de las variantes más aptas para utilizar todos los recursos. En otros términos, es el lenguaje quien habría creado al hombre, más que el hombre el lenguaje. (Monod, 1972, p. 33)

## 4 LA ADAPTACIÓN

Creo, por fin, que esto que venimos diciendo también sirve para desestimar la idea de que el reconocimiento de esa incidencia de los organismos en la configuración de las presiones selectivas que afectan a sus linajes, nos exija ajustar el concepto evolutivo de *adaptación* atendiendo a las críticas que Richard Lewontin le formulara ya en los

fines de los años setenta. Esas críticas de Lewontin apuntaban en la dirección errada: la idea llave-cerradura de la adaptación no es algo propio de la teoría darwiniana. Nada en la Teoría de la Selección Natural nos conduce a pensar a la adaptación como el acomodamiento pasivo, o el simple encaje, del organismo a un nicho ya antes definido; y todo en ella nos lleva a pensar la adaptación en otros términos.

Esto es así, en primer lugar, porque las presiones selectivas son fenómenos que se verifican en el plano poblacional: ellas no son fenómenos que actúen y sobre los tejidos y partes de los organismos. Además, y en consonancia con lo anterior, las adaptaciones que resultan de esas presiones – las adaptaciones en el sentido evolutivo de la expresión – tampoco son fenómenos organísmicos, u ontogénicos (Sober, 1984, p. 204): ellas, como ocurre con las propias presiones selectivas, son fenómenos poblacionales (Futuyma, 2005, p. 545). Y aquí estoy suponiendo la distinción entre adaptación en sentido evolutivo y adaptación en sentido fisiológico (Griffiths, 1999; Caponi, 2014).

Pese a que los teóricos de la construcción de nichos parezcan no querer entenderlo (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 18; Odling-smee, 2010, p. 176), en esta discusión no se puede olvidar que, desde el punto de vista de la Teoría de la Selección Natural, las adaptaciones no son acomodaciones de los organismos a contingencias ambientales (West-Eberhard, 1998); y tampoco son modificaciones del ambiente producidas los organismos, como pueden serlo la tela que teje una araña o el túnel cavado por un topo. Las adaptaciones no son, en suma, modificaciones organísmicas: son atributos de linajes; son modificaciones en los estados de un carácter causadas por la selección natural (Caponi, 2013b, pp. 106-107). No hay por qué pensar que allí anide un compromiso con la idea de una simple acomodación del organismo a un entorno predefinido. Si Lewontin hubiese leído a Monod, no hubiese escrito lo que escribió a ese respecto.

Es esa confusión entre el plano de los procesos organísmicos y el plano de los procesos evolutivos, la que permite que alguien diga que la construcción de nichos sería un concepto “mucho más obvio que la selección natural porque es mucho más fácil observar organismos individuales construyendo sus nichos que observarlos siendo afectados por la selección natural” (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 1). Lo que

no se está viendo ahí es que la selección natural jamás podría ser observada actuando sobre organismos: ella es un agente que modifica estados de linajes y no estados organizmicos. No es una cuestión de dificultad epistémica; es una cuestión de *imposibilidad ontológica*.

Todas estas consideraciones, por otra parte, también nos permiten advertir el error que se esconde en la tesis según la cual “la adaptación depende tanto de la selección como de la construcción de nichos” (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 3). Se puede aceptar, sin duda, que las modificaciones funcionales del hábitat producidas por algunos organismos, puedan ser consideradas como adaptaciones en el sentido organizmico, fisiológico o auto-ecológico. En lo tocante eso podríamos pensar en un continuo que va desde la construcción de un nido, o de una casa, hasta una acomodación fisiológica, sea ella duradera como la aclimatación, o momentánea como la sudoración. Pero ahí siempre estamos en el plano de fenómenos fisiológicos y auto-ecológicos; que aunque ciertamente tendrán impacto evolutivo, no por ellos son – ellos mismos y en sí mismos – procesos evolutivos (Caponi, 2013a, p. 211).

Ya si hablamos de adaptaciones en sentido evolutivo, lo que habrá que explicar es el surgimiento de las capacidades fisiológicas, motoras, y cognitivas que permiten tanto esas acomodaciones *más pasivas*, como esas manipulaciones funcionales del ambiente que los teóricos de la construcción de nichos tan pertinentemente resaltan. Y ahí, nuevamente, tendremos que recurrir a la selección natural. Lo haremos directamente, o indirectamente; pero lo haremos. La vía indirecta es la que seguirá en el caso de una explicación de la capacidad de construir un nido, o cualquier otro instrumento, que apele a una capacidad transgeneracional de acumular el aprendizaje tecnológico. El surgimiento de esa capacidad de acumulación y transmisión cultural deberá ser explicado por selección natural. Sin que eso implique negar, por supuesto, que dicha capacidad, pueda incrementarse, ella misma, por aprendizaje; y también redundar en el delineamiento de nuevas presiones selectivas.

Pero, en contra de lo que los teóricos de la construcción de nichos parecen pensar, lo que no hay, son dos vías para la explicación evolutiva de la adaptación (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 18). Hay una sola: la de la selección natural. Aunque sí puedan existir dos vías para la con-

secución de lo que podría llamarse la adaptación en sentido organísmico: una vía que implica la simple acomodación y otra vía que supone la modificación funcional del ambiente. Y es claro que estas dos vías de la adaptación organísmica deben ser consideradas tanto en el ámbito de la Fisiología como en el ámbito de la Ecología; pudiéndose también inferir que ambos órdenes de procesos no sólo supondrán capacidades cuya existencia merece explicaciones evolutivas, sino que también tendrán efectos evolutivos.

Pero procurar esas explicaciones y esos efectos, es asunto de investigación biológica. A la Filosofía de la Biología sólo le toca ayudar a evitar que esa investigación se vea obstaculizada por confusiones conceptuales en sus puntos de partidas; y creo que los teóricos de la construcción de nichos han incurrido en varias de esas confusiones, que me pareció pertinente señalar. Porque su superación puede contribuir tanto a un mejor planteamiento de los verdaderos problemas de investigación que la construcción de nichos plantea, como a una transposición didáctica de esa temática que sea más eficiente y no contribuya a la consolidación de nuevos errores.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ, Juan Ramón. Selección natural y construcción de nicho: una ¿dialéctica? evolucionista. *Contrastes, Revista Internacional de Filosofía*, **18** (Suplemento): 343-355, 2013.
- BARAVALLE, Lorenzo. Valsa para carrapatos. *Scientiae Studia*, **12** (2): 379-388, 2014.
- BRANDON, Robert. *Adaptation and Environment*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- CAPONI, Gustavo. La distinción entre linajes y sistemas: una contribución al entendimiento de la individualidad de los taxones biológicos. *Filosofia e História da Biologia*, **6**(1): 27-47, 2011.
- . *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo*. México: Centro Lombardo Toledano, 2012.
- . El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto. *Aurora*, **25** (36): 197-216, 2013 (a).
- . Teleología naturalizada. *Theoria*, **76**: 97-114, 2013 (b).

- . Contra el neolamarckismo escolar: la representación fisiológica de la adaptación como obstáculo epistemológico para la comprensión de la Teoría de la Selección Natural. *Acta Scientiae*, **16** (2): 189-199, 2014.
- CASANUEVA, Mario; MARTÍNEZ, Maximiliano. Marcos causales y síntesis teórica en Biología. *Acta Scientiae*, **16** (2): 330-344, 2014.
- DAWKINS, Richard. *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- ENGELS, Friedrich. El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre [1876]. Pp. 371-382, *in*: MARX, Karl; ENGELS, Friedrich. *Obras escogidas*. Moscú: Progreso, 1983.
- FUTUYMA, Douglas. *Evolution*. Sunderland: Sinauer, 2005.
- GOLLEY, Frank. *A history of the ecosystem concept in Ecology*. London: Yale University Press, 1993.
- GRIFFITHS, Paul. Adaptation and Adaptationism. Pp. 3-4, *in*: WILSON, Robert; KEIL, Frank (eds.). *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. Cambridge: MIT Press, 1999.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion. *Evolution in four dimensions*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- LALAND, Kevin; COOLEN, Isabelle. La construction de niche: de la culture jusque dans nos gènes. *Les dossiers de La Recherche*, **27**: 84-89, 2007.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; FELDMAN, Marcus. Niche construction, ecological inheritance, and cycles of contingency in evolution. Pp. 117-126, *in*: OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul; GRAY, Russell (eds.). *Cycles of contingency*. Cambridge: MIT Press, 2001.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; STERELNY, Kim; ULLER, Tobias; HOPPITT, William. Cause and effect in Biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, **334**: 1512-1516, 2011.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; ULLER, Tobias; HOPPITT, William. More on how and why: "Cause and effect in Biology" revisited. *Biology & Philosophy*, **28**: 719-745, 2013.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; ULLER, Tobias; STERELNY, Kim; FELDMAN, Marc; MÜLLER, Gerd;

- MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva. Does evolutionary theory need a rethink? – Yes, urgently. *Nature*, **514**: 161-164, 2014.
- LEWONTIN, Richard. La adaptación. Pp. 139-152, *in: Evolución*. Barcelona: Labor, 1979.
- . *The triple helix: gene, organism and environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- MAYR, Ernst. *Animal species and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1963.
- MONOD, Jacques. *El azar y la necesidad* [1970]. Caracas: Monte Ávila, 1971.
- . Lección inaugural de la *Cátedra de Biología Molecular del Collège de France* [3 de noviembre de 1967]. Pp. 10-43, *in: SENENT-JOSA, Joan (ed.). Del idealismo físico al idealismo biológico*. Barcelona: Anagrama, 1972.
- ODLING-SMEE, John. Niche construction in evolution, ecosystems and Developmental Biology. Pp. 69-92, *in: BARBEROUSE, Anouk; MORANGE, Michel; PRADEU, Thomas (eds.). Mapping the future of Biology*. New York: Springer, 2009.
- . Niche inheritance. Pp. 175-208, *in: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd (eds.). Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- ODLING-SMEE, John; LALAND, Kevin; FELDMAN, Marcus. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- OYAMA, Susan. *The ontogeny of information*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd. Elements of an extended evolutionary synthesis. Pp. 3-17, *in: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd (eds.). Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- SOBER, Elliott. *The nature of selection*. Chicago: Chicago University Press, 1984.
- STERELNY, Kim. Niche construction, developmental systems, and the extended replicator. Pp. 333-350, *in: OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul; GRAY, Russell (eds.). Cycles of contingency*. Cambridge: MIT Press, 2001.



- . Novelty, plasticity and niche construction: the influence of phenotypic variation on evolution. Pp. 93-110, *in*: BARBEROUSE, Anouk; MORANGE, Michel; PRADEU, Thomas (eds.). *Mapping the future of Biology*. New York: Springer, 2009.
- STERELNY, Kim; GRIFFITHS, Paul. *Sex and death*. Chicago: Chicago University Press, 1999.
- VON UEXKÜLL, Jakob. *Ideas para una concepción biológica del mundo* [1909]. Buenos Aires: Espasa-Calpe, 1945.
- WEST-EBERHARD, Mary-Jane. Adaptation: current usages. Pp. 8-14, *in*: HULL, David; RUSE, Michael (eds.). *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998.

**Data de submissão:** 25/05/2015

**Aprovado para publicação:** 22/04/2016

# Os estilos de pensamento sobre a biodiversidade na História da Ecologia

---

Job Antonio Garcia Ribeiro \*  
Guilherme do Amaral Carneiro +  
Osmar Cavassan #

---

**Resumo:** Este artigo busca apresentar diferentes formas de interpretação do que se entende atualmente por biodiversidade, as quais estão relacionadas a distintos coletivos de pensamento. Por meio da análise de algumas contribuições historiográficas da Ecologia e à luz do trabalho de Ludwik Fleck, partimos da prerrogativa de que o estudo da “diversidade biológica” antecedeu a proposta e a formulação do próprio conceito, que se tornou mais complexo no decorrer do tempo. Discutimos que nas interações ocorridas no interior do saber ecológico podem ser encontrados os seguintes estilos de pensamento: morfológico-descritivo, biogeográfico, sociológico-evolutivo e dinâmico. Esses estilos são resultantes também das interações intercoletivas que fizeram e fazem da diversidade biológica um conceito multidisciplinar.

**Palavras-chave:** História da Biologia; diversidade biológica; Fleck, Ludwik

---

\* Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Av. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Vargem Limpa, CEP 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil. E-mail: job.ribeiro@outlook.com

+ Estudante de doutorado no Curso de Pós-Graduação em Educação para a Ciência, Universidade Estadual Paulista. Av. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Vargem Limpa, CEP 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil. E-mail: guiamaral.biologo@gmail.com

# Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Av. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Vargem Limpa, CEP 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil. E-mail: cavassan@fc.unesp.br

## The thought styles about biodiversity in the History of Ecology

**Abstract:** This article searches to present different forms of interpretation of biodiversity, which are related to distinct thought collective. Through an analysis of some historiographical contributions Ecology and in the light of Fleck's work departing from the prerogative that the study of "biological diversity" had preceded the proposal and formulation of the concept itself, which became more complex as the time went by. We argue that in the interactions occurring within the ecological knowledge there are the following thought styles: morphological-descriptive, biogeographic, sociological-evolutionary and dynamic. These styles also the result of intercollectives interactions that made and make of biological diversity a multidisciplinary concept.

**Key-words:** History of Biology; biological diversity; Fleck, Ludwik

### 1 INTRODUÇÃO

Com vistas a atrair a atenção ao tema e promover ações de conservação, a Organização das Nações Unidas (ONU) declarou os anos de 2011 a 2020 como a "Década da Biodiversidade". Em 2010 tivemos o "Ano Internacional da Biodiversidade" e anualmente comemora-se em 22 de maio o "Dia Internacional para a Biodiversidade". Disso resulta a importância recente dada ao tema central de nosso artigo.

Inicialmente proveniente da expressão *diversidade biológica* cunhada por Raymond Frederick Dasmann (1919-2002) em 1968 e resgatada por Thomas Lovejoy, o termo *biodiversidade* – contração da expressão anterior – foi idealizado por Walter G. Rosen durante o Fórum Nacional sobre a Biodiversidade, ocorrido em Washington, Estados Unidos da América, no ano de 1985. A partir de então e, principalmente, após a publicação da obra *BioDiversity* de Edward Osborn Wilson em 1988, este termo ganhou papel de destaque num contexto em que a preocupação com a conservação de habitats e espécies tornou-se uma das bandeiras dos ambientalistas, ecólogos e conservacionistas (Motokane, Kawasaki & Oliveira, 2010, p. 37; Franco, 2013, p. 22).

Em 1992, na Conferência Mundial sobre Meio Ambiente promovida pela UNESCO no Rio de Janeiro (ECO-92), a expressão *diversidade biológica* foi amplamente divulgada e utilizada pela mídia, e passou a ser uma das questões centrais dos assuntos políticos e

científicos. Nessa conferência, 179 países ratificaram a *Convenção sobre a Diversidade Biológica* (CDB), que definiu algumas diretrizes relacionadas à conservação *ex situ* e *in situ*, ao gerenciamento e ao monitoramento da biodiversidade (Motokane, Kawasaki & Oliveira, 2010, p. 37).

No entanto, embora estejamos nos referindo a um termo recente, não podemos desconsiderar que a percepção da variedade de seres vivos é antiga (Ferri, 1979, p. 313; Deléage, 1993, p. 23; Franco, 2013, p. 22). No contexto brasileiro, por exemplo, o mais antigo documento que faz referência ao que entendemos por biodiversidade é a carta de Pero Vaz de Caminha, que relata a chegada da esquadra de Pedro Álvares Cabral ao Brasil, denominada por ele Ilha de Vera Cruz. A presença de aves, diversas e maiores que as europeias, é assim descrita:

Enquanto andávamos nessa mata a cortar lenha, atravessavam alguns papagaios por essas árvores, deles verdes e outros pardos, grandes e pequenos, de maneira que me parece que haverá muitos nesta terra. Porém eu não veria mais que até nove ou dez. Outras aves então não vimos, somente algumas pombas-seixas, e pareceram-me bastante maiores que as de Portugal. Alguns diziam que viram rolas; eu não as vi. Mas, segundo os arvoredos são mui muitos e grandes, e de infindas maneiras, não duvido que por esse sertão haja muitas aves! (Vaz de Caminha [1500], 1963)

Essa caracterização faz referência ao que chamaríamos hoje de “biodiversidade”, embora esse termo não fosse aplicado na época. Na visão de Ludwig Fleck (1896-1961), essa situação vincula-se às chamadas *proto-ideias* ou *pré-ideias* (ideias originais), esboços históricos evolutivos pré-científicos das teorias atuais (Fleck, 1979, p. 23).

Em outras palavras, “constituem concepções surgidas no passado que se mantêm apesar das variações dos estilos de pensamento”, as quais, “fundamentam uma relação de dependência das concepções teóricas atuais com respeito às preteridas” (Delizoicov *et al.*, 2002, p. 57).

Neste artigo consideraremos dois apontamentos sobre a *biodiversidade*. O primeiro deles é que o entendimento sobre as variedades dos seres vivos tornou-se mais complexo ao longo do tempo. De uma ideia de qualidade e variação morfológica, passamos

para uma compreensão que integra e inter-relaciona os conceitos estatísticos de riqueza e abundância, bem como, outras variáveis que interferem na dinâmica das interações ecológicas.

O segundo apontamento diz respeito à necessidade de considerarmos que as diferentes formas de interpretação da biodiversidade refletem a organização e a composição de distintas *escolas de pensamento*. Essas escolas foram influenciadas não apenas pelos diferentes contextos, mas, também, por outras disciplinas. A interface histórica da Ecologia com a Geologia ou com a Matemática, a título de exemplo, proporcionou novas e diferentes formas de se pensar e estudar a diversidade biológica, considerada neste trabalho um *fato científico*.

A proposta deste artigo é, portanto, analisar o contexto do *saber ecológico* sob essas duas perspectivas e à luz de Ludwik Fleck (1979; 2010). Partimos da prerrogativa de que a percepção das variedades animal e vegetal antecedeu a formulação deste conceito, hoje central para os estudos ecológicos.

Ao afirmar que a produção científica tem um caráter coletivo, Fleck defende que ao longo do tempo formam-se diferentes grupos com diferentes enfoques teóricos e metodológicos, chamados de *coletivos de pensamento* (Fleck, 2010, p. 82). Cada coletivo é constituído por um coletivo de indivíduos que é portador de um *estilo de pensamento*, e são essas diferentes formas estilizadas de ver o mundo que permitem distintas compreensões da realidade, isto é, do objeto de investigação (Löwy, 1994; Fleck, 1979; Otte, 2012).

Assim, o fato científico adquire um caráter processual e dinâmico, pois há um agente responsável por ele. Isso significa dizer que a comunidade científica cria uma determinada compreensão da realidade, passando a tê-la como um *fato* (Fleck, 1979, p. 83; Otte, 2012). “Os pesquisadores observam a natureza e estabelecem ‘fatos’ através do prisma do estilo de pensamento de sua comunidade científica” (Löwy, 2012, pp. 21-22).

Ora, se o coletivo de pensamento determina os problemas que interessam, influencia os métodos empregados para resolvê-los, bem como os critérios de análise do observado, quais seriam, então, os estilos de pensamento encontrados na história da Ecologia que lançaram diferentes olhares sobre a diversidade biológica?

## 2 OS COLETIVOS, OS ESTILOS DE PENSAMENTO E A CIRCULAÇÃO DE IDEIAS

Fleck, embora não fosse historiador ou sociólogo de profissão, realizou importantes reflexões sobre a natureza da atividade científica ao buscar entender a influência da estrutura social das comunidades científicas sobre a produção dos conhecimentos. Desenvolveu uma abordagem em consonância com o referencial construtivista / interacionista, que se contrapunha ao empirismo lógico, a partir de uma análise sociológica do conhecimento. Para ele, diferentes grupos (*coletivos*), em diferentes períodos históricos, constroem seus *estilos de pensamento* ou conhecimento a partir de suas atividades sociais e suas interações com a natureza (Fleck, 2010; 1979; Löwy, 1994; Delizoicov *et al.*, 2002; Condé, 2012).

Logo, todo conhecimento científico depende do contexto de sua produção; está internamente ligado a pressupostos e condicionamentos sociais, históricos, antropológicos e culturais. As técnicas de investigação são como são por causa de uma história particular, e o que é *verdade* em ciência não tem sentido fora do seu contexto, fora do estilo de pensamento do coletivo que coloca a questão (Löwy, 1994, p. 9; Delizoicov *et al.*, 2002, p. 58).

O *estilo de pensamento*<sup>1</sup> é uma percepção dirigida “com correspondente assimilação mental e objetiva do que foi percebido” (Fleck, 1979, p. 99). Consiste em uma determinada atitude e um tipo de execução que a concretiza. Essa atitude teria duas partes relacionadas entre si: a disposição para um sentir seletivo (no sentido de perceber) – para ver ou observar de forma dirigida, que tem origem na tradição, na formação e no costume - e uma ação consequentemente dirigida (Delizoicov *et al.*, 2002, p. 57).

---

<sup>1</sup> Ludwik Fleck foi “redescoberto” por Thomas Kuhn, que o menciona no prefácio do livro *A estrutura das revoluções científicas* como um dos pensadores que influenciaram seu trabalho (Löwy, 1994, p. 7). Todavia, a categoria de *estilo de pensamento* diferencia-se do *paradigma* de Kuhn pelo fato de considerar não apenas o desenvolvimento histórico das ciências maduras, mas o desenvolvimento das ideias de outros campos do saber (Delizoicov *et al.*, 2002, p. 62). Para Condé (2012, p. 7), uma outra diferença está no fato de Fleck não considerar as mudanças como revoluções, mas como evoluções ou mutações (em analogia à evolução biológica).

Os fenômenos naturais são, portanto, observados através do filtro de ideias preconcebidas do observador, à luz dos conhecimentos e conceitos preexistentes. Conseqüentemente, tendemos a perceber prioritariamente os elementos que consideramos úteis. Tal estilo modela a natureza da observação e, dessa maneira, os fatos científicos (Fleck, 2010; Löwy, 1994; 2012). É o que acontece com a *diversidade biológica*, um *fato* observado, estudado e analisado de acordo com determinada perspectiva, proveniente da inter-relação recíproca entre coletivos internos e externos à Ecologia.

Embora geralmente a concepção de ciência seja dominada pela ideia de que o *fato* é algo fixo, em torno do qual giram as diversas teorias científicas, Fleck defende que, na realidade, ele “nasce e se desenvolve, possuindo vida útil até ter decretado sua morte pela comunidade científica” (Otte, 2012, p. 109). Nesse sentido, “é sempre o resultado de um estilo de pensamento definido” (Fleck, 1979, p. 95).

Com isso, o fato perde o seu caráter imóvel e inabalável, ganhando dinamismo. Torna-se o resultado de um revezamento contínuo entre construção e desconstrução, um produto da relação entre um determinado estilo de pensamento e seu respectivo objeto de estudo (Otte, 2012, p. 109; Fleck 1979, p. 83).

Inicialmente, um fato científico se cristaliza, estabiliza-se e se torna incontestável para o coletivo de origem. Conseqüentemente, é visto como natural, óbvio, evidente e, muitas vezes, os pesquisadores ignoram a maneira precedente de ver as coisas. Contudo, um fato não fica confinado a um círculo de especialistas (intra-coletivos), move-se entre os coletivos (inter-coletivos), é forjado, transformado, reforçado ou enfraquecido, influenciando outros conhecimentos (Fleck, 2010, p. 162). É também enriquecido pela circulação fora do domínio fechado da pesquisa científica, o que possibilita o surgimento de novos conceitos, concepções e hábitos de pensamento (Fleck, 1979, p. 102; Löwy, 1994, p. 10).

### **3 OS ESTILOS DE PENSAMENTO SOBRE A BIODIVERSIDADE**

A Ecologia é uma disciplina que estuda os seres vivos em suas relações recíprocas e em suas relações com o ambiente em que vivem

(Ferri, 1979, p. 310). Para Begon, Towsend e Harper (2007, p. ix), a Ecologia diz respeito ao “estudo científico da distribuição e abundância dos organismos e das interações que determinam a distribuição e a abundância”.

Apesar do termo, cunhado por Ernst Haeckel (1834-1919), ter origem no ano de 1866, a partir da união de duas palavras gregas, *oikos* (casa) e *logos* (estudo), o *pensamento ecológico* é mais antigo que o *saber ecológico*, estabelecido a partir da ciência Ecologia (Deleáge, 1993, p. 23). Embora tenham relações, a natureza desses dois conhecimentos é distinta.

É a Ecologia que irá propor leis de estruturação e funcionamento das comunidades de organismos em relação com seu meio ambiente. Trata-se de um sistema de ideias ou de representações que exprime uma compreensão específica do mundo; que procura regularidades de caráter universal na estrutura das comunidades vivas; e que não se pauta apenas em simples observações ou correlações (Acot, 1990, p. 1; Deleáge, 1993, p. 39).

Se para Fleck (1979; 2010) todo saber científico tem seu próprio estilo de pensamento com sua específica tradição e, cada modo de saber seleciona diferentes questões e as conecta com diferentes regras e com diferentes propósitos, podemos dizer que os diversos grupos de investigadores do mundo natural, e também as instituições universitárias e os laboratórios de pesquisa, exerceram grande influência no aparecimento de escolas de pensamento na Ecologia. Ao mesmo tempo, foram causa e consequência de distintas perspectivas e do seu desenvolvimento.

Assim, consideramos que na história dessa ciência Alexander von Humboldt (1769-1859) pertenceu a um *coletivo de pensamento* diferente de Eugen Warming (1841-1924) e diferente de Edward Wilson, por exemplo, embora todos tenham se dedicado à compreensão da diversidade biológica. Esses estudiosos são, em outras palavras, representantes de diferentes *coletivos*, cada qual com seu *estilo de pensamento* (morfológico-descritivo, biogeográfico, sociológico-evolutivo ou dinâmico), que contribuíram para o entendimento da biodiversidade e orientaram o modo de pensar e agir das comunidades científicas.



### 3.1 O estilo de pensamento morfológico-descritivo

Aqui incluímos os estudos naturalistas dos séculos XVII e XVIII que, influenciados, principalmente, pelos trabalhos de Lineu, tinham um caráter descritivo, no qual a diversidade era observada e inventariada.

O modo de se fazer ciência era caracterizado basicamente pelo trabalho de gabinete, onde o coletor e o sistematizador não precisavam ser a mesma pessoa (Kury, 2001, p. 865). Além disso, a causa das diferenças e das variações entre os seres vivos era geralmente explicada por uma perspectiva teológica (Acot, 1990, p. 5).

Para Walter Raleigh (1554-1618), por exemplo, após o dilúvio universal os animais começaram a emigrar, reproduzindo-se não só dentro de sua própria espécie, mas também hibridando e dando origem a novas espécies. Por sua vez, essas novas espécies também se transformavam à medida que se afastavam do centro de origem, por influência do meio, herdando esses caracteres adquiridos (Papavero & Teixeira, 2001, p. 1020).

Essa ideia aparece também nos trabalhos do jesuíta e naturalista alemão Athanasius Kircher (1601-1680) que exemplificou algumas hibridações (*cópulas promiscuas*) como causa primeira das diferenciações: camelo + pardo = girafa; camelo + pardal = avestruz; leão + pardo = leopardo. Com o tempo essas explicações foram sendo abandonadas, mas algumas questões ainda permaneciam: como explicar a imensa diversidade de formas nos animais encontrados nas Américas? Por que eles eram tão diferentes das do Velho Mundo?

Uma das respostas era de que o dilúvio não teria sido universal. Na realidade, Deus criara as espécies separadas e simultaneamente, cada qual em sua própria região. Apoiando-se no *traducianismo teológico* que pressupunha a existências de múltiplos e contemporâneos *centros de criação*, explicava-se que cada espécie animal teria aparecido ou sido criada já em sua própria região, não tendo ali chegado por dispersão a partir de um único centro original (Papavero & Teixeira, 2001, p. 1022).

Nesse sentido, podemos dizer que o estudo da diversidade biológica consistia, fundamentalmente, em reconhecer as espécies e classificá-las. Tratava-se de uma ciência da descoberta, uma ciência de

inventário, que procurava uma representação coerente da repartição dos habitats na superfície do globo (Acot, 1990, p. 13; Deleáge, 1993, p. 247).

Todavia, com as compilações florísticas e zoológicas dos naturalistas-viajantes do século XIX, relações cada vez mais estreitas apareceram entre os caracteres climáticos das regiões prospectadas e a natureza dos seres vivos (Acot, 1990, p. 15). É o *estilo de pensamento morfológico-descritivo* já não dava conta dos novos problemas ou das novas variáveis. Surgiu então, dentro do *saber ecológico*, uma mudança perceptiva, que resultou em novas capacidades de observação para lidar com aspectos antes não considerados: as relações entre as variedades de espécies e o ambiente.

### **3.2 O estilo de pensamento biogeográfico**

As grandes navegações tiveram considerável impacto sobre o conhecimento da diversidade dos seres, até então limitada às espécies europeias. A quantidade de novos organismos observados pelos viajantes, muitos transportadas para a Europa em forma de madeira, peles de animais ou representados em desenhos ou descrições, provocou uma nova maneira de entender os seres vivos. A visão antropocêntrica de que todas as espécies existiam para servir ao homem, cedeu lugar à necessidade de não apenas descrevê-las e fazer novas classificações, mas de entender a variabilidade existente entre elas (Martins & Sano, 2009, p. 10).

A geografia vegetal, influenciada pelos estudos geológicos, nasceu da fecundidade dessas numerosas expedições que, com intenções pré-coloniais, foram financiadas pelas grandes potências marítimas do século XVIII e XIX. Essas viagens embarcaram botânicos cujos herbários reunidos aos dos grandes viajantes por via terrestre, enriqueceram as listas das espécies conhecidas (Acot, 1990, p. 13; Motokane, Kawasaki & Oliveira, 2010, p. 33).

Esse aumento representativo do número de espécies provocou, entretanto, no domínio da taxonomia, algumas dificuldades. Quanto mais crescia o número de seres vivos a serem inseridos num sistema de classificação, maior se tornava o risco de separar duas plantas ou dois animais que pertenciam à mesma espécie, ou ainda, de aproximar numa mesma espécie dois seres diferentes. Assim, nasce um novo

olhar no universo científico, em especial no contexto da botânica: os estudos das interações vegetal-meio externo. As diferentes plantas e os distintos animais não mais se distribuíam ao acaso na superfície do globo (Acot, 1990, p. 21; Drouin, 1991, p. 43).

Esse segundo estilo de pensamento, que denominamos de *biogeográfico*, pode ser representado pelos trabalhos de Humboldt. Com ele, um novo *coletivo de pensamento* surge: a comunidade científica deveria dedicar-se ao estudo sistemático, racional, programático e livre de todo finalismo da repartição dos vegetais na superfície do globo. Para Humboldt cada região, por razões climáticas, geográficas e topográficas, acolhe espécies vegetais distintas, que compõem diferentes fisionomias (Drouin, 1991, p. 57; Deleáge, 1993, p. 41).

Sua contribuição está em propor uma nova forma de pensar, caracterizada por levar em conta as relações existentes entre as vegetações e os climas. Segundo ele, o naturalista deveria também considerar os fatores físicos que intervêm em cada lugar investigado (temperatura, altitude, pressão, umidade), além de estudar os habitats das principais espécies vegetais que compõem a paisagem. Desse modo, Humboldt<sup>2</sup> distanciou-se dos botânicos tradicionais, ocupados quase exclusivamente com a descoberta e a classificação de novas espécies sem se preocuparem com a distribuição geográfica (Acot, 1990, p. 13; Deleáge, 1993, p. 41; Kury, 2001, p. 865).

Outro aspecto central de seu pensamento foi a preocupação com a variedade dos seres naturais e a necessidade de reduzir as formas vitais a um pequeno número de tipos fundamentais. Combinava às suas observações, a comparação, a generalização, passando da unidade à diversidade (Moreira Leite, 1995, p. 12).

Ao adotar esse novo estilo de pensamento, os geobotânicos passaram a estudar a vegetação, isto é, o conjunto das comunidades vegetais que se encontram num dado território, em oposição à flora, termo que designava o conjunto das plantas que se encerrava repertoriadas com base nas unidades taxinômicas (Acot, 1990, p. 15).

---

<sup>2</sup> Além de inspirar e planejar as viagens de circunavegação, Humboldt sugeriu viagens ao interior dos continentes, inspirando de forma explícita a maioria dos naturalistas que estudaram o Brasil (Moreira Leite, 1995).

Esse modelo orientou uma nova maneira de retratar os lugares percorridos pelos viajantes. Direcionou um novo projeto comum, que buscava apreender os aspectos e as relações entre os fenômenos naturais (Moreira Leite, 1995, pp. 13-14).

Ainda nesse estilo de pensamento, temos os trabalhos de Maximilian de Wied von Neuwied (1782-1867) e Karl Frederick Philippe von Martius (1794-1868), realizados em território brasileiro. Maximilian, zoólogo, etnólogo e autor de *Viagem ao Brasil nos anos de 1815 e 1817*, saiu da cidade do Rio de Janeiro e, utilizando caminhos hidrográficos, atravessou os Estados de Minas Gerais, Espírito Santo e Bahia (Moreira Leite, 1995, p. 15).

Martius, autor de *Viagem pelo Brasil* (3 volumes) junto com o zoólogo Johann Baptist von Spix (1781-1826), *História natural das palmeiras* e principal colaborador da *Flora brasiliensis*, também saiu da cidade do Rio de Janeiro, mas penetrou o interior do território. Percorreu faixas de São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Bahia, Pernambuco, Piauí, Maranhão, Pará e Amazonas (Moreira Leite, 1995, p. 15).

Para Moreira Leite (1995, p. 15), ambos, Maximilian e Martius, tinham como preocupação chegar à origem das espécies e à determinação de suas variedades. O trabalho de enumerar e classificar, decorrente do tipo de pesquisa itinerante, tinha não somente o intuito de descobrir novas espécies vegetais e animais, mas também sua distribuição geográfica em paralelismo com as modificações morfológicas apresentadas pelas formas vivas.

No livro *Fisionomia do reino vegetal no Brasil*, publicado em 1824, podemos perceber essas características em relação ao estudo da diversidade biológica brasileira. Para Martius o país oferecia uma “variação estupenda” de solos, um mundo vegetal com “mil formas vivas, cores e odores”, com uma “folhagem variada”, uma “riqueza em cores de mil flores diferentes”, as “mais admiráveis qualidades de frutas e sementes”, “uma diversidade nas formações campestres” e uma “riqueza inexaurível” caracterizada pela “abundância e magnitude de árvores de várias formas” (Martius, 1980, pp. 3-23).

Ao fazer uso do termo *diversidade* e de outras expressões correlatas, Martius já destacava as “divergências da flora dos campos nas diferentes zonas”, de acordo com “as condições locais peculiares”

(Martius, 1980, p. 14), fazendo notar a adoção do *estilo de pensamento biogeográfico*.

### 3.3 O estilo de pensamento sociológico-evolutivo

Ao considerarmos que a passagem de um estilo de pensamento para outro, resultante da mudança no direcionamento da percepção, resulta no surgimento da capacidade para observar e lidar com determinados aspectos e fatos (Fleck, 1979, p. 38-39), temos que cada resultado apresentado se torna, mais cedo ou mais tarde, uma fonte de novos problemas (Delizoicov *et al.*, 2002, p. 60).

Se a biogeografia até então possibilitava apenas o entendimento das relações entre as espécies e o meio físico, o desafio agora era compreender as interações entre os seres de uma unidade comum e o impacto disso na definição de suas diferenças e variações.

O século XIX não foi marcado somente pela aceleração do domínio que o homem exercia sobre o espaço planetário, mas por uma nova concepção de tempo, que se tornou um parâmetro decisivo na regulação das populações, e também pelos avanços de outras áreas do conhecimento, como a fisiologia e a química (Deleáge, 1993, p. 45), que aqui consideramos *coletivos externos*.

O problema da distribuição geográfica das espécies na superfície da Terra e suas relações com aspectos evolutivos começou a ocupar um lugar central e é com Charles Robert Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913) que as antigas problemáticas da história natural, da biogeografia, da história das populações, das relações entre as espécies e da sua origem vão se renovar (Deleáge, 1993, p. 44).

As ideias evolucionistas de que as diferentes adaptações das espécies (que as tornam diferentes umas das outras) têm como principal causa a seleção natural, na qual agem diferentes fatores (oferta de alimento, predação, competição etc.) passam a ser consideradas importantes mecanismos das variações encontradas (Kingsland, 1991, p. 1), ou seja, da diversidade observada.

Com isso, houve mudanças nos princípios orientadores e organizadores do conhecimento do mundo vivo, que incluiu também a oficialização da Biologia. “Emergiram, portanto, as condições intelectuais propícias ao nascimento da ecologia” (Deleáge, 1993, p.

39) e, diríamos ainda, uma nova maneira de se pensar, entender e estudar o que entendemos por biodiversidade e seus diferentes níveis - infraespecífica, específica e supraespecífica (Almeida & El-Hani, 2006, p. 30).

A ecologia de comunidades, que caracterizou os trabalhos de Eugen Warming (1841-1924), exemplifica esse novo *estilo de pensamento*. A clareza de sua problemática vai acarretar a discussão de numerosos conceitos-chave e permitir que se elabore e se fixe uma nomenclatura internacional cada vez mais precisa. De igual modo, suas questões possibilitaram a pesquisa de outros métodos e a construção de novos aparelhos de mediação (Acot, 1990, p. 34).

Para Acot, a importância de Warming na história da Ecologia “reside menos nos seus resultados científicos do que nas possibilidades que sua lucidez teórica abre para os seus sucessores” (Acot, 1990, p. 34).

Warming analisou habitats naturais variados e o papel das estruturas fisiológicas nos fenômenos de adaptação da vegetação ao ambiente. Sua crítica dirigia-se à abordagem exclusivamente florística dos fitogeógrafos, pois para ele o estudo verdadeiramente ecológico deveria discutir como as plantas e as comunidades vegetais ajustam a forma e o comportamento aos diferentes fatores (Deleage, 1993, p. 75).

Caberia à Ecologia responder questões como: por que cada espécie tem uma forma e um habitat particular? Por que as espécies se agrupam em comunidade definidas? E por quais razões apresentam fisionomias características? (Deleage, 1993, p. 75).

O estudo das variações e das variedades das espécies e das comunidades, isto é, da *diversidade*, se pautava agora em conhecimentos geológicos, fisiológicos, climatológicos, evolutivos e, portanto, sociológicos. Em outras palavras, tornara-se possível graças ao trabalho e à interação externa (intercoletiva) do saber ecológico com outros coletivos.

São esses diferentes olhares estilizados que deram origem a um novo *estilo de pensamento* e contribuíram para uma Ecologia “consciente de si mesma”, entendida como uma ciência pluridisciplinar (Deleage, 1993, p. 248).

### 3.4 O estilo de pensamento dinâmico

Para muitos autores (Acot, 1990; Kingsland, 1991; Drouin, 1991; Deleáge, 1993), a origem da Ecologia como ciência tem início com a aplicação de métodos experimentais e matemáticos na análise das relações organismo-meio, da estrutura da comunidade, da sucessão e da dinâmica da população.

Foi a partir desse momento, na segunda metade do século XIX, que se firmaram as categorias que ainda formam a ossatura do esquema de pressupostos ecológicos, mesmo que ainda estes esquemas já não sejam exatamente o que eram e alguns termos como evolução, estabilidade, comunidade, equilíbrio da natureza etc., não se referiam inteiramente às mesmas realidades ou às mesmas categorias (Acot, 1990; Deleáge, 1993).

Nesse processo, as interações entre coletivos, internos e externos, foram de fundamental importância para o enfrentamento de problemas de investigação que se revelaram como “complicações” não resolvidas pelo estilo de pensamento anterior.

Nos Estados Unidos da América, naturalistas como Stephen Alfred Forbes (1844-1930), Henry Chandler Cowles (1869-1939) e Frederic Edward Clements (1874-1945), desenvolveram novos métodos e teorias. Passaram a criticar os métodos tradicionais descritivos de história natural e concentram seus trabalhos nos estudos fisiológicos da relação entre as plantas e seu ambiente, influenciados fortemente pelos pensamentos da geografia das plantas e pelas ideias evolucionistas (Kingsland, 1991, p. 2), ou seja, pelo *estilo sociológico-evolutivo*.

Para os botânicos, em particular, o ecologista era um tipo de “fisiologista ao ar livre” alguém que estudava no campo a adaptação e a evolução da comunidade usando os mesmos métodos rigorosos que o fisiologista empregava no laboratório. Esses botânicos estavam interessados em saber se a evolução das espécies poderia ser controlada experimentalmente alterando-se o ambiente, uma meta que tinha claras aplicações agrícolas. (Kingsland, 1991, p. 2)

Enquanto os ecologistas dedicados aos estudos dos animais focavam a estrutura da comunidade e a dinâmica da população, os estudiosos das plantas concentravam-se na ecologia sucessional. Ambos, todavia, estavam contribuindo para o desenvolvimento de

uma perspectiva dinâmica, de uma Ecologia como estudo dos processos (Kingsland, 1991, p. 4).

De igual modo, com as quantificações e as modelizações matemáticas de Alfred James Lotka (1880-1949), Vito Volterra (1860-1940), Vladimir Ivanovich Vernadsky (1863-1945), juntamente com os trabalhos de Charles Sutherland Elton (1900-1991), Raymond Laurel Lindeman (1915-1942) e Arthur George Tansley (1871-1955), é que se estabelece a era da Ecologia moderna (Deleáge, 1993, p. 14).

Trata-se agora de uma ciência heterogênea cujos métodos, as abordagens e os temas centrais estão tão ligados que se torna difícil identificar os limites entre as áreas de conhecimento e separá-las (Kingsland, 1991, p. 12).

Confrontadas com a experiência, as equações de Lotka e Volterra, a partir do ano de 1930, se tornaram onipresentes nas investigações de toda uma geração de ecologistas, oferecendo um enquadramento adequado para a interpretação das observações até os anos de 1960. É a partir dos trabalhos de Robert Helmer MacArthur (1930-1972) e de Edward Osborn Wilson, que a investigação ecológica é, então, relançada, enquadrada agora por uma nova abordagem, a teoria do equilíbrio dinâmico (Deleáge, 1993, p. 149; Franco, 2013, p. 28).

Essa perspectiva traz a ambição de reintegrar, no interior de uma nova síntese, as diversificadas abordagens anteriores. As percepções do tempo e do espaço são reorganizadas no interior de um pensamento dedicado à diversidade dos organismos e à regulamentação dessa diversidade em ambientes heterogêneos. Assim,

[...] alargam-se as antigas noções de nicho e de sucessão, ou identificam-se, no interior duma mesma comunidade, estratégias demográficas diversas que interferem com os mecanismos de seleção natural (selecção-r e selecção K), segundo os diversos modos de reprodução e captação de energia disponível adoptados por cada espécie. (Deleáge, 1993, p. 150)

Como consequência, há o aparecimento de descrições da natureza onde o vivo e o inerte deixam de estar separados, onde a não linearidade origina uma diversidade no comportamento dos modelos, que agora, aproximam-se mais das realidades que pretendem descrever (Deleáge, 1993, p. 150). Isso fez com que os



conhecimentos de outros campos científicos fossem requisitados para melhor explicar a dinâmica dos fenômenos ecológicos (Brando & Caldeira, 2007, p. 144).

Foi essa circulação intracoletiva (interna) e intercoletiva (externa) a fonte de inovação da própria Ecologia; e que favoreceu a construção desse novo estilo de pensamento, o *dinâmico*. Logo, nota-se que o diálogo e as trocas em grupos profissionais estão no próprio âmago da atividade científica (Löwy, 1994; 2012).

Temos agora um contexto propício (pluridisciplinar) para o surgimento da expressão *biodiversidade*. Esse contexto representou um ponto de referência a partir do qual as pesquisas sobre a diversidade da vida e os discursos e práticas para a sua conservação têm se orientado atualmente. Para Franco (2013, p. 25), os termos *diversidade biológica* e *biodiversidade* surgem para dar conta de questões relacionadas com os temas fundamentais da biologia evolutiva contemporânea, que diferem das preocupações dos estudos naturalistas, biogeográficos e sociológicos.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dessa discussão sobre os estilos de pensamento encontrados na história da Ecologia que lançaram diferentes olhares sobre a diversidade biológica, buscamos destacar o caráter coletivo e gradativo do processo de construção do conhecimento.

Por meio de exemplos procuramos mostrar que nas interações intracoletivas ocorridas no interior do *saber ecológico* há matizes de estilos, que configuram distanciamentos ou aproximações entre modos de ver estilizados sobre a *biodiversidade*. De igual modo, foi possível verificar que as contribuições das interações intercoletivas, fizeram (e fazem) da Ecologia uma ciência marcada pela contribuição de diferentes áreas do conhecimento. Consequentemente, passamos de um olhar unidimensional, exclusivamente naturalista, para um olhar multidisciplinar sobre a *diversidade biológica*.

Os diferentes estilos de pensamento não são estanques e fechados, mas interagem, na medida em que compõem a construção do pensamento científico. E é essa relação que nos permite compreender os distintos enfoques históricos sobre a biodiversidade.

Para Almeida e El-Hani (2006, p. 30) as diferentes perspectivas sobre biodiversidade podem ser explicadas pela possibilidade de medidas e de níveis organizacionais distintos dentro da Biologia. Se a ênfase for dada para a diversidade infraespecífica (diferenças existentes dentro de uma mesma espécie), pode-se falar de variabilidade fenotípica. Se o enfoque for a diversidade específica, ou seja, o número total de espécies num determinado espaço, estamos nos referindo aos conceitos de riqueza, abundância e disparidade. Todavia, se a metodologia considerar a diversidade supraespecífica, as diferenças existentes entre espécies diferentes, podemos dizer que o conceito de biodiversidade está próximo de diversidade de grupos funcionais.

Uma outra possibilidade interpretativa é indicada por Lévêque (1999), para quem a biodiversidade pode se referir a três níveis hierárquicos que estão inter-relacionados: diversidade de espécies, diversidade genética e diversidade ecológica.

Essas variações interpretativas hodiernas possuem, portanto, origem nos coletivos e nos estilos de pensamento descritos, os quais embora contenham olhares, métodos e critérios de análise próprios, são interdependentes, pois formam um *continuum* em que as experiências do presente estão ligadas ao passado e estas se ligarão ao futuro (Delizoicov *et al.*, 2002, p. 57).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, Ana Maria Rocha; EL-HANI, Charbel Niño. Atribuição de função à biodiversidade segundo a visão do papel causal: uma análise epistemológica do discurso. *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 21-39, 2006.
- ACOT, Pascal. *História da Ecologia*. Trad. Carlota Gomes. 2ª ed. Rio de Janeiro: Campus, 1990.
- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R.; HARPER, John L. *Ecologia: de indivíduos*. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BRANDO, Fernanda da Rocha; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. Análise biossemiótica voltada para sistemas ecológicos. *Filosofia e História da Biologia*, **2**: 141-157, 2007.
- CONDE, Mário Lúcio Leitão (org.). *Ludwik Flek: estilos de pensamento na ciência*. Belo Horizonte: Fino Traço, 2012.

- DELEÁGE, Jean-Paul. *História da Ecologia: uma ciência do homem e da natureza*. Lisboa: Publicações Dom Quixote, 1993.
- DELIZOICOV, Demétrio; CASTILHO, Nadir; CUTOLO, Luiz Roberto Agea; DA ROS, Marco Aurélio; LIMA, Armênio Matias Corrêa. Sociogênese do conhecimento e pesquisa em ensino: contribuições a partir do referencial fleckiano. *Caderno Brasileiro de Ensino de Física*, **19**, número especial: 52-69, 2002.
- DROUIN, Jean-Marc. *A Ecologia e sua história*. Trad. Armando Pereira da Silva. Lisboa: Instituto Piaget, 1991.
- FERRI, Mário Guimarães. História da Ecologia no Brasil. Pp. 307-340, *in*: FERRI, Mario Guimarães; MOTOYAMA, Shozo (org.). *História das Ciências no Brasil*. São Paulo, EDUSP/E.P.U./CNPq, 1979-1980.
- FLECK, Ludwik. *Genesis and development of a scientific fact*. Trans. Fred Bradley e Thaddeus J. Trenn. Chicago: University of Chicago Press, 1979.
- FLECK, Ludwik. *Gênese e desenvolvimento de um fato científico*. Trans. Georg Otte e Mariana Camilo de Oliveira. Belo Horizonte: Fabrefactum, 2010.
- FRANCO, José Luiz de Andrade. O conceito de biodiversidade e a história da biologia da conservação: da preservação da wilderness à conservação da biodiversidade. *História*, **32** (2): 21-48, 2013.
- KINGSLAND, Sharon E. Defining Ecology as a Science, *in*: REAL, L. A.; BROWN, J. H. (eds). *Foundations of Ecology*. 1ª ed. Chicago: University Chicago Press, 1991.
- KURY, Lorelai. Viajantes-naturalistas no Brasil oitocentista: experiência, relato e imagem. *História, Ciências, Saúde - Manguinhos*, **8** (suplemento): 863-880, 2001.
- LÉVÊQUE, Christian. *A biodiversidade*. Bauru, SP: EDUSC, 1999.
- LÖWY, Ilana. Ludwik Fleck e a presente história das ciências. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, **1** (1): 7-18, 1994.
- \_\_\_\_\_. Fleck em seu tempo, Fleck em nosso tempo: Gênese e desenvolvimento de um pensamento. Pp. 11-33, *in*: CONDÉ, Mário Lúcio Leitão (org.). *Ludwik Fleck: estilos de pensamento na ciência*. Belo Horizonte: Fino Traço, 2012.
- MARTINS, Marcio; SANO, Paulo Takeo. *Biodiversidade tropical*. São Paulo: Editora UNESP, 2009.

- MARTIUS, Carl Frederick Philippe von. *A fisionomia do reino vegetal no Brasil. Vegetalia: escritos e documentos*, 1: 1-43, 1980.
- MOREIRA LEITE, Miriam L. Naturalistas viajantes. *História, Ciência, Saúde – Manguinhos*, 1 (2): 7-19, 1995.
- MOTOKANE, Marcelo Tadeu; KAWASAKI, Clarice Sumi; OLIVEIRA, Leonardo Basso. Por que a biodiversidade pode ser um tema para o ensino de ciências *in*: MARANDINO, Marta; MONACO, Luciana Magalhães; OLIVEIRA, Adriano Dias (orgs.). *Olhares sobre os diferentes contextos da biodiversidade: pesquisa, divulgação e educação*. São Paulo: GEENF/FEUSP/INCTTOX, 2010.
- OTTE, Georg. Fato e pensamento em Ludwik Fleck e Walter Benjamin. *In*: CONDÉ, Mário Lúcio Leitão (org.). *Ludwik Fleck: estilos de pensamento na ciência*. Belo Horizonte: Fino Traço, 2012.
- PAPAVERO, Nelson; TEIXEIRA, Dante Martins. Os viajantes e a biogeografia. *História, Ciências, Saúde - Manguinhos*, 8 (suplemento): 1015-1037, 2001.
- VAZ DE CAMINHA, Pero. *A Carta, de Pero Vaz de Caminha* [1500]. Carta a El Rei D. Manuel. São Paulo: Dominus, 1963. Disponível em <<http://www.dominiopublico.gov.br/download/texto/bv000292.pdf>>. Acesso em: 14 de março de 2016.

**Data de submissão:** 15/03/2016

**Aprovado para publicação:** 26/07/2016



## Frederic Edward Clements e Henry Allan Gleason: a controvérsia sobre sucessão ecológica

---

Marcos Madeira Piqueras \*

Fernanda da Rocha Brando #

Patricia da Silva Nunes +

Osmar Cavassan <sup>§</sup>

---

**Resumo:** O objetivo deste artigo é discutir a concepção de sucessão ecológica de dois cientistas: Frederic Edward Clements (1874-1945) e Henry Allan Gleason (1882-1975). A análise desenvolvida foi feita a partir de suas obras originais, de discussões em eventos científicos, de relatos de contemporâneos e de biografias e obituários. Durante as primeiras décadas do século XX, período no qual a Ecologia foi se institucionalizando, Clements de modo análogo à maioria de seus colegas aceitava a concepção de “organismo complexo”. Ele via a comunidade de plantas como um “superorganismo”, um sistema integrado com numerosas propriedades. Por

---

\* Mestre em Ciências pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. E-mail: mar\_mp2007@yahoo.com.br

# Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. End. Avenida Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. E-mail: ferbrando@ffclrp.usp.br

+ Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo. End. Rua José Ramos Junior, 27-50, Jardim Tropical. CEP: 19470-000, Presidente Epitácio, São Paulo, Brasil. E-mail: paty\_snunes@ifsp.edu.br

§ Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP. End. Avenida Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Vargem Limpa. CEP: 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil. E-mail: cavassan@fc.unesp.br

outro lado, para Gleason as comunidades de plantas seriam uma reunião “ao acaso” de espécies adaptadas e que não apresentavam propriedades típicas de organismos integrados. Contrapondo-se ao que era aceito pela maioria de seus colegas, ele propôs o conceito individualístico de associação de plantas. A contextualização dessa discussão permitiu associá-la ao conceito de “controvérsia científica”, tal como proposto por Ernan McMullin. O presente estudo levou à conclusão de que as diferenças existentes entre a formação desses dois cientistas, bem como o contexto político dos Estados Unidos na virada do século XX, podem ter contribuído para acirrar suas divergências sobre o fenômeno sucessional e ocasionar maior aceitação e difusão das ideias de Clements. O estudo realizado mostra que um mesmo fenômeno pode ser interpretado sob a luz de diferentes teorias.

**Palavras-chave:** Ecologia vegetal; conceito individualístico; superorganismo; século XX

### **Frederic Clements and Henry Allan Gleason: the controversy on the ecological succession**

**Abstract:** The objective of this article is to discuss the conception of ecological succession of two scientists: Frederic Edward Clements (1874-1945) and Henry Allan Gleason (1882-1975). Our analysis departed from their original works; scientific debates, contemporary reports biographies as well as obituaries. During the first decades of the 20<sup>th</sup> century, when ecology was being institutionalized, Clements as most of his colleagues accepted the conception of “complex organism”. He understood the plant community as a “super organism”, an integrated system with several properties. On the other hand, Gleason argued that the plant communities would be a meeting “at random” adapted species that did not have typical properties of integrated organisms. In opposition of most part of his colleagues he proposed the individualistic concept of plant association. The contextualization of this discussion allowed to associate it with the concept of “scientific controversy”, as proposed by Ernan McMullin. This study showed that the different backgrounds of those scientists as well as the political context of the USA at that time could have contributed to increase their divergences related to the succession phenomenon and cause greater acceptance and dissemination of Clements’ ideas. Besides that, sometimes the same phenomenon may be interpreted in different ways in the light of different theories.

**Key-words:** Plant Ecology; individualistic concept; super organism; 20<sup>th</sup> century

# 1 INTRODUÇÃO

Nas ciências naturais, de um modo geral, é possível encontrar divergências conceituais, experimentais e metodológicas entre as pesquisas propostas pelos pesquisadores de uma mesma área e, de uma maneira mais acentuada, entre pesquisadores de áreas diferentes. Dentro de uma mesma área científica podem ocorrer diferenças de terminologias, principalmente quando se compara a vertente experimental à vertente teórica de uma determinada área do conhecimento.

As discordâncias entre observações e teorias científicas podem ser consideradas aspectos relevantes ao próprio fazer científico ao longo do tempo, contribuindo para mudanças estruturais e consolidação de dada ciência entre seus diferentes praticantes.

Como elucidação a este ponto de vista, o presente artigo trata de uma ciência historicamente recente, a Ecologia, mostrando os pontos de vista de dois autores sobre o fenômeno da sucessão ecológica que contribuíram para a consolidação da ciência ecológica nas primeiras décadas do século XX. Discute sobre os elementos presentes nas teorias de Frederic Edward Clements (1874-1945), botânico e ecólogo norte-americano de plantas, que propôs o conceito de “organismo complexo” (Clements, 1905; 1916) para descrever as dinâmicas de uma comunidade vegetal e Henry Allan Gleason (1882-1975), botânico taxonomista norte-americano, que apresentou uma ideia diferente da de Clements, propondo o “conceito individualístico da Ecologia” (Gleason, 1917) que, após novos estudos em campo, se tornou o “conceito individualístico de associação de plantas” (Gleason, 1926; 1939).

A proposta de Clements, de um modo geral, foi bem recebida em sua época. No entanto, algumas de suas ideias provocaram intensos debates (Nunes, Cavassan & Brando, 2013, p. 618). Ele entendia a comunidade de plantas como um sistema integrado com numerosas propriedades, um “superorganismo”. Para ele a sucessão ecológica seria um processo altamente ordenado e previsível (Brando & Caldeira, 2013, p. 453).

Discordando desse ponto de vista, Gleason entendia as comunidades de plantas como uma reunião “ao acaso” de espécies adaptadas, que não apresentavam propriedades típicas de organismos



integrados, tais como homeostase, reestabelecimento e desenvolvimento previsível, como alegado por Clements (Crawley, 1997, pp. 476-478; Brando & Caldeira, 2013, pp. 453-454).

Além de Gleason, o botânico inglês Arthur George Tansley (1871-1955) também não concordava com essa proposição e defendia que a comunidade seria como um “quase-organismo” (Kingsland, 1991, p. 5-6).

Segundo Nunes, Cavassan e Brando (2013, pp. 617-618), o entendimento da sucessão ecológica envolve muitas interpretações, sendo que diferentes representações deste fenômeno são encontradas nos livros-texto atuais dedicados à Ecologia, bem como em pesquisas relacionadas ao assunto. Porém, os autores alertam que, muitas vezes, esses materiais baseiam-se em literatura secundária, distorcendo as teorias propostas inicialmente ao estudo de sucessão ecológica.

A pesquisa em questão emprega uma abordagem conceitual, buscando discutir os fatores científicos relacionados ao assunto, considerando o contexto científico da época (Martins, 2005).

## **2 FREDERIC EDWARD CLEMENTS E O ORGANISMO COMPLEXO**

Dentre os pesquisadores da área ecológica do final do século XIX e início do XX, Clements foi quem alcançou reconhecimento, até mesmo de seus críticos, por ter proposto um sistema lógico de estudos sobre a vegetação (Shantz, 1945; McIntosh, 1985, p. 43; Kingsland, 1991).

Clements formalizou as ideias sobre a natureza sistêmica de comunidades de organismos que eram difundidas, se não, tomadas como universais entre pesquisadores da Ecologia Vegetal, Ecologia Animal, Oceanografia e Limnologia (McIntosh, 1985, p. 43).

Em 1905, quando estava na Universidade de Nebraska, Clements ganhou visibilidade pela publicação de seu livro *Research methods in Ecology* (Métodos de pesquisa em Ecologia). A obra incluía o uso de experimentos, análise estatística e métodos gráficos. Com isso, conferiu à ciência ecológica, um caráter quantitativo. Clements (1905) em alguns momentos de sua obra criticou a falta de métodos e critérios de rigor científico aos quais a Ecologia era tratada por alguns pesquisadores. Teve, desse modo, uma visão da Ecologia como um

assunto específico, articulando fisiologia experimental e ciências de campo à sua ideia sobre as associações de plantas como “organismos complexos”, que interagiriam com seus ambientes e apresentariam história de desenvolvimento semelhante aos organismos individuais (Kingsland, 2005, pp. 143-144).

Em 1916, Clements escreveu o livro *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (Sucessão vegetal: uma análise do desenvolvimento da vegetação), abordando uma vasta gama de problemas ecológicos envolvendo função, adaptação e evolução das comunidades de plantas (Kingsland, 2005, p. 145).

Para Clements (1916, p. 3), a sucessão seria o processo universal de desenvolvimento da formação vegetal, tendo como característica importante o movimento das populações, as ondas de invasão<sup>1</sup>, que variavam ao longo do habitat da iniciação ao clímax. Ele defendia também a importância da competição entre as espécies invasoras como determinantes para a estruturação das formações vegetais. A unidade de sucessão ou *serie* se iniciaria, tendo suas formas de vida e espécies selecionadas pelo clima local, devendo progredir de uma etapa a outra e finalmente terminando no estágio mais elevado possível sob as condições climáticas presentes (Clements, 1916, p. 4).

Na visão de Clements (1905, p. 199), o desenvolvimento do estudo de vegetação necessariamente recairia sobre assumir que a unidade ou formação clímax seria uma entidade orgânica. Como um organismo, a formação surgiria, cresceria, maturaria e morreria, sendo que cada formação clímax seria capaz de se reproduzir, repetindo com fidelidade essencial os estágios de seu desenvolvimento (Clements, 1916, p. 3).

O conceito de “organismo complexo” foi seguido da premissa de que a tarefa central da Ecologia consistia no estudo da sucessão ecológica ou a substituição de uma associação de plantas por outra ao longo do tempo. Clements sugeriu que a organização e as propriedades de equilíbrio próprio das associações de plantas tornavam legítimo considerá-las como um tipo especial de organismo. Embora diferissem consideravelmente em estrutura e função em

---

<sup>1</sup> Cabe ressaltar que em seu livro de 1905, Clements considerou como sucessão um fenômeno resultante de séries de invasões que ocorressem no mesmo local.

relação a um organismo individual, apresentavam uma sequência definida de desenvolvimento análoga à do organismo individual (Kingsland, 2005, p. 144).

Tansley, reconhecido por suas contribuições para a Ecologia Vegetal, em seu artigo “The classification of vegetation and the concept of development” (A classificação da vegetação e o conceito de desenvolvimento), publicado no ano de 1920, afirmou que as comunidades de plantas, apesar de serem menos parecidas com verdadeiros organismos, quando comparadas às comunidades humanas, poderiam ser consideradas como quase organismos ou entidades orgânicas. Isso porque, por um lado, elas seriam compostas por unidades orgânicas e, por outro, seriam entidades pelo fato de se comportarem como totalidades, devendo ser estudadas como tais (Tansley, 1920, p. 125).

Embora tenham sido alvo de críticas, as ideias de Clements repercutiram na Ecologia americana até mesmo depois da sua morte, em 1945. Suas obras contribuíram para disciplina de Ecologia na América, mostrando que a Ecologia era uma ciência voltada ao estudo das mudanças rápidas das paisagens (Kingsland, 2005, pp. 152-153).

### **3 HENRY ALLAN GLEASON E A PROPOSIÇÃO DO CONCEITO INDIVIDUALÍSTICO**

No ano de 1910, Gleason publicou o artigo “The vegetation of the inland sand deposits of Illinois” (A vegetação dos depósitos de areia do interior de Illinois) e, ao tratar sobre a formação de pradaria, afirmou que a estrutura ecológica da uniformidade florística deste tipo de vegetação mostrava uma diferenciação evidente pela predominância de uma ou poucas espécies de gramíneas que, por sua vez, eram distintas das suas redondezas. Para ele, a própria planta seria um agente controlador no ambiente, interferindo na diferenciação das associações de acordo com a inter-relação entre as plantas componentes. Ele se baseou-se nos estudos do botânico americano Volney Morgan Spalding (1849-1918), citando o artigo intitulado “Problems of local distribution in arid regions” (Problemas da distribuição local em regiões áridas) de 1909, em que o autor defendia que o estabelecimento das plantas dependeria mais da

influência de outras plantas do que do próprio ambiente físico em si (Gleason, 1910, p. 35).

Essa ideia pode ser considerada como um dos primeiros indícios de Gleason para a proposição do conceito individualístico (Gleason, 1917). Ele discutiu sobre a estrutura e o desenvolvimento da associação de plantas, por meio da apresentação de princípios embasados em suas próprias observações e trabalhos sobre os fenômenos comuns de uma unidade vegetal como, por exemplo, a estrutura e a manutenção observáveis da mesma (Gleason, 1917, p. 464). O objetivo desse trabalho consistiu em mencionar certas características presentes nas formações vegetais, referindo-se ao conceito de clímax e sucessão propostos anteriormente por Clements.

Gleason (1917) chegou a algumas conclusões tais como: i) dois habitats não apresentariam ambientes idênticos e duas espécies não apresentariam demandas ambientais idênticas; ii) o tamanho observável de uma associação estaria correlacionado ao seu desenvolvimento histórico e poderia sempre ser considerado como um ponto de vista do observador; iii) a estabilidade de uma associação, por longo ou curto período, seria dada pela cessão da mudança ambiental ou pelo grande efeito de controle ambiental; iv) alguns eventos climáticos, como as glaciações de certas regiões, poderiam ser tão lentos que nunca seriam descritos mediante observação de um pesquisador sendo extremamente duvidoso se o termo sucessão fosse aplicado às vegetações locais caso esses eventos fossem visíveis.

Apesar de as ideias de Gleason terem se baseado em observações de campo em diferentes áreas (lagos, dunas, montanhas e lagoas) e com vegetações diversas, elas não foram aceitas pela maioria da comunidade científica da área ecológica. No entanto, ele continuou seus estudos e observações em campo que o fizeram retomar e aprofundar a ideia de conceito individualístico, trazendo novos elementos (Gleason, 1926).

Assim como em seu artigo de 1917, Gleason manteve seu enfoque na interferência dos fenômenos de migração e seleção ambiental sobre o processo de sucessão ecológica e suas séries. Por meio da observação das diferenças florísticas entre as espécies vegetais em diferentes áreas, Gleason (1926) ressaltou a importância de se atentar

para esse fato entre as associações de plantas. Destacou as características individuais que influenciariam as dinâmicas vegetais e em vez de se referir ao conceito individualístico da Ecologia (Gleason, 1917) passou a se referir ao “conceito individualístico de associação de plantas”, título dessa obra (Gleason, 1926).

Anos mais tarde, após explicar sobre o conceito individualístico de associação de plantas durante a conferência “Plant and Animal Communities” (Comunidades vegetais e animais), realizada no ano de 1938 em Cold Spring Harbor, estado de New York, e por perceber que a comunidade científica da área ecológica relutava em aceitar tal proposição, Gleason publicou, em 1939, um novo artigo com o mesmo título do artigo publicado em 1926, acrescentando novas observações em campo.

Nesse artigo, Gleason (1939) reafirmou a oposição de suas ideias em relação à maioria dos ecólogos norte-americanos da época. É possível perceber sua familiaridade com a Taxonomia a partir das diferenciações florísticas existentes nas vegetações apresentadas. Trouxe mais detalhes sobre as variações ambientais que interferem nas dinâmicas da vegetação e que contribuem para o entendimento do conceito individualístico de associação de plantas. Ainda, voltou a dar destaque ao papel da migração para o estabelecimento de uma associação de plantas em determinado local, o que já havia sido considerado nos artigos anteriores (Gleason, 1917; 1926).

#### **4 CLEMENTS E GLEASON: CONTRAPOSIÇÃO DE IDEIAS OU CONTROVÉRSIA CIENTÍFICA?**

A ciência tem um papel importante dentro da sociedade por sua contribuição para avanços tecnológicos, econômicos, educacionais, etc., considerando a proposição de novos conhecimentos ou experimentações de ideias previamente consolidadas em determinada área. Dessa forma, o conhecimento científico pode se consolidar por diferentes caminhos, passando por reformulações e novas experimentações ao longo do tempo.

A discordância de ideias se torna um aspecto importante para a consolidação de teorias e práticas científicas, contribuindo para um aprimoramento metodológico e conceitual em diversas áreas do conhecimento. A discordância ou contraposição de ideias dentro de

uma determinada ciência pode ser considerada uma controvérsia científica e perdurar por longos períodos de tempo.

Para McMullin (1987, pp. 51-52), uma controvérsia científica se caracteriza por uma disputa pública e persistente com cada lado defendendo as suas ideias como certas ou melhores. Além disso, não importa somente quão profunda é uma discordância entre dois pesquisadores; para constituir uma controvérsia científica nos termos propostos por McMullin é necessário que haja conhecimento dos termos da discordância pela comunidade científica geral. Em outras palavras, uma controvérsia científica existe quando partes substanciais da comunidade científica consideram algum mérito em ambos os lados da discordância pública de ideias. Em decorrência desses aspectos, a controvérsia científica é ainda um evento histórico com data e local específicos (McMullin, 1987, p. 53).

Levando-se em conta a contraposição de ideias entre Clements e Gleason sobre conteúdos referentes à sucessão ecológica, pode-se considerar que se trata de uma controvérsia científica.

Partes substanciais da comunidade de pesquisadores da área ecológica davam mérito às ideias de Clements, motivados pela publicação de seu livro de 1905, considerado o primeiro livro americano sobre Ecologia e um dos importantes referenciais nos Estados Unidos na época. Outros membros da comunidade reconheciam as ideias de Gleason, uma vez que ele pode publicar artigos sobre o tema, ocupar cargos em sociedades de pesquisas ecológicas, editar revistas científicas e apresentar suas observações e teorias em conferências e encontros científicos da área.

Ainda em 1912, o botânico americano Norman Taylor (1883-1967) nomeou oito americanos “engajados em trabalho ecológico”. Gleason e Clements foram incluídos junto a outros como Edgar Nelson Transeau (1875-1960), Forrest Shreve (1878-1950), Roland Harper (1878-1966), Spalding, John William Harshberger (1869-1929) e Henry Chandler Cowles (1869-1939), um dos importantes ecólogos estadunidenses da época (Nicolson, 1990, p. 106).

Também se pode depreender que a oposição entre algumas ideias presentes nos trabalhos de Clements e Gleason constituíram uma controvérsia científica, pois, isso ocorreu em uma data e local específicos quando, no ano de 1926, Gleason foi alvo de uma

explicação feita por George Elwood Nichols (1882-1939)<sup>2</sup>, ecólogo que era respeitado pela comunidade científica da área. Durante a Conferência de Ithaca, Nichols apresentou ideias que concordavam com as proposições de Clements e que eram opostas as de Gleason. Harry Nichols Whitford (1872-1941) e Homer LeRoy Shantz (1876-1958), considerados dois dos poucos ecólogos americanos que entendiam sobre as dinâmicas e composição da vegetação tropical, também procederam da mesma forma. Eles concordavam com a teoria de comunidade-unidade e discordavam dos estudos de Gleason sobre a vegetação dos trópicos, considerando-os superficiais. Assim, embora Gleason tenha tido oportunidades de apresentar suas observações sobre a vegetação tropical, que contribuíam para a proposição de seu conceito individualístico, suas ideias não foram aceitas como relevantes para os estudos ecológicos na época.

Apesar de ter se baseado na observação de diferentes tipos de vegetação, Gleason concentrou a maior parte de seus estudos em Taxonomia. Levando em conta as características florísticas e históricas das espécies de plantas, observou as associações vegetais de modo diferente da maioria dos ecólogos da época. Os ecólogos priorizavam a interferência causal dos fatores físicos nos estudos da vegetação, desconsiderando a ideia de uma possível explicação histórica (Hagen 1986, p. 198).

Clements (1905), por sua vez, já havia criticado a valorização dos estudos florísticos. Ele considerava que a florística era uma área que produzia artigos com descrições vagas, pois requeria pouco conhecimento e menos preparação do pesquisador em relação à área ecológica (Clements, 1905, p. 7). Além disso, cabe ressaltar que criticou o fato de a Ecologia ter ficado restrita por anos ao estudo da distribuição de plantas como um ramo da Taxonomia e que desde Alexander Humboldt (1759-1859) os estudos sobre o habitat eram

---

<sup>2</sup> Em 1923, Gleason esteve na Estação Biológica Michigan para ensinar na escola de verão e fazer pesquisa ecológica, continuando os estudos quantitativos iniciados em 1912. Nichols, ecólogo de Yale, também esteve na Estação durante aquele ano. Ele e Gleason eram amigos próximos e Nichols havia publicado uma nota de reconhecimento sobre como os conselhos estimulantes e sugestivos de Gleason ajudaram-no na preparação de um de seus artigos (Nicolson, 1990, p. 120).

basicamente feitos por meio de listas. Também, criticou o conceito de espécie por ser arbitrário (Clements, 1905, p. 292). Considerava que os estudos taxonômicos eram importantes para a Ecologia, porém o enfoque não deveria ser dado a este aspecto somente. Clements defendeu que a Taxonomia devia ser aliada à Ecologia, criando um campo chamado taxonomia experimental (Hagen, 1993).

Entre as décadas de 1920 e 1950 os estudos taxonômicos, além das controvérsias sobre a nomenclatura utilizada, foram marcados pelo conflito entre taxonomistas experimentais e taxonomistas mais tradicionais e sobre o emprego de novas técnicas e ideias propostas por outros tipos de estudos vegetais. Havia conflitos e discordâncias sobre metodologias e conceitos empregados entre estudos experimentais, de campo e dos herbários na época (Hagen, 1983).

Sobre as diferenças dos estudos de campo e dos herbários, Clements criticou a utilização do termo “espécie” por afirmar que a mesma seria produto do trabalho realizado nos herbários e não no campo (Clements, 1905, p. 13). Também propôs que o arranjo dos herbários fosse modificado, seguindo os critérios de sucessão unidirecional que eram observados por ele em campo (Clements, 1905, p. 198).

Apesar dos embates entre ecólogos e taxonomistas vegetais, a Ecologia adotou termos da Taxonomia Florística. Os termos “associação” e “formação” já eram empregados por taxonomistas quando ecólogos passaram a empregá-los em seus estudos (Hagen 1986, p. 209).

A partir da década de 1950, os pesquisadores passaram a empregar os termos “autecologia” e “sinecologia” com maior frequência para diferenciar aspectos individuais e coletivos observados nos estudos das vegetações<sup>3</sup>. Esses dois termos apresentam características

---

<sup>3</sup> Os termos “autecologia” e “sinecologia” foram propostos por Carl Joseph Schröter (1855-1939), botânico suíço nascido na Alemanha e por Oskar von Kirchner (1851-1925), fitopatologista, micólogo e botânico alemão, no livro *Die Vegetation des Bodensees* (A vegetação do Lago de Constança), publicado em 1902. Schröter e Kirchner (1902, p. 63-64), propuseram o termo “autecologia” em referência aos estudos de ecologia de cada espécie individual e sua relação com a distribuição geográfica e o termo “sinecologia” para introduzir o ensino sobre a ecologia das comunidades de plantas.



etimológicas e empíricas muito próximas às dos termos “autapomorfia<sup>4</sup>” e “sinapomorfia<sup>5</sup>” empregados por taxonomistas em geral. De acordo com Major (1958, p. 358), a expansão da “autecologia” seria um esforço natural para preenchimento das lacunas existentes na formação dos botânicos em Ecologia.

O episódio histórico aqui apresentado pode ainda ser considerado como uma controvérsia científica no sentido proposto por McMullin (1987, p. 67), por constituir-se de duas ou mais teorias consideradas para explicar a mesma situação problema, com fatores não epistêmicos (políticos, sociais, econômicos, etc.) sendo até mesmo mais decisivos para o término da controvérsia.

Nesse sentido, segundo McMullin, uma controvérsia científica pode terminar de três formas: *resolução*, quando envolve apenas fatores epistêmicos e há um consenso entre os participantes e a comunidade científica de que a controvérsia foi resolvida; *encerramento*, quando os fatores não epistêmicos se tornam importantes para levar à finalização da controvérsia; e *abandono*, quando um dos protagonistas falece ou envelhece e os cientistas perdem o interesse na controvérsia (McMullin, 1987, pp. 77-81).

No caso da controvérsia entre Clements e Gleason, pode-se inferir que houve o *encerramento*. Por um lado, os pesquisadores norte-americanos da área ecológica da época relutaram em aceitar o estabelecimento de relações entre os estudos ecológicos e os estudos taxonômicos das vegetações, como proposto por Gleason. Por outro, os Estados Unidos estavam passando por um momento de reconstrução social, política e econômica em que era preciso reavivar o sentimento de nacionalismo na sociedade<sup>6</sup> e a proposição de

---

<sup>4</sup> O termo “autapomorfia” é utilizado em estudos taxonômicos e filogenéticos para designar caracteres derivados que são exclusivos de um único grupo de seres vivos.

<sup>5</sup> O termo “sinapomorfia” é utilizado em estudos taxonômicos e filogenéticos para designar caracteres apomórficos (evolutivamente recentes) que são compartilhados por dois ou mais grupos de seres vivos.

<sup>6</sup> Após a Guerra Civil (Guerra de Secessão) ocorrida nos Estados Unidos entre os anos de 1861 e 1865, a emergência do modelo industrial dos estados do Norte apareceu como alternativa para a reconstrução dos territórios pós-guerra (Karnal *et al.*, 2007, p. 151). Clements parecia acreditar que sua estrutura ecológica ajudaria os americanos a reorganizar a sociedade ou mesmo suprimiria o que ele entendia como

Clements de “organismo complexo” poderia se encaixar satisfatoriamente nesse contexto, apoiada pela analogia entre Sociologia e Ecologia apresentada em seu livro de 1905.

Anos mais tarde, pode-se dizer que a discussão foi retomada. Em 1947, Cain e Egler publicaram artigos que defendiam o dever dos ecólogos em conduzir uma reavaliação geral sobre a teoria de Gleason. Igualmente nos anos de 1940, os estudos de campo iniciados em Wisconsin e no Tennessee, pelo botânico e ecólogo americano John Thomas Curtis (1913-1961) e pelo ecólogo Robert Harding Whittaker (1920-1980), respectivamente, deram suporte à hipótese individualística de associação de plantas proposta por Gleason e se tornaram defensores da ideia ao longo dos anos 1950 (Nicolson, 1990, p. 150).

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A abordagem de Gleason para a Ecologia foi atraente para aqueles que viam problemas em relação ao conceito de clímax clementsiano e que as teorias ecológicas eram hipóteses não comprovadas. Os problemas encontrados em relação a esse conceito podem ser oriundos tanto de questões terminológicas, quanto da importância dada a alguns fatores ambientais por Clements.

O conceito de clímax clementsiano admitia que essa fase não fosse necessariamente o final de um processo sucessional. O que pode reforçar a falsa interpretação de que se trata de um término é o fato do termo “clímax” ser comumente associado às ideias de ponto culminante, apoteose, auge de tensão em um drama que antecede o final. Embora o termo fosse sujeito a debate, Clements (1916) explicou que uma associação madura, por mais estável que fosse, nunca estaria em um completo equilíbrio, contradizendo essa ideia. Ainda, sobre o clímax, Clements teceu um paralelo entre a inseparável

---

um individualismo destrutivo. Fazendas, ranchos e comunidades poderiam ser vistas como complexos organismos cujas partes deveriam ser coordenadas com vistas ao trabalho conjunto de progresso nacional para apresentar resultados ótimos. Comunidades humanas tinham de cooperar para alcançar uma política de uso da terra ecologicamente correta e devidamente coordenada (Kingsland, 2005, p. 162).

relação entre o clima e o desenvolvimento das formações (Shantz, 1945).

Mais recentemente, autores como Pinto-Coelho (2000) e Begon, Townsend e Harper (2007) colocaram outros componentes como estruturadores do clímax, como, por exemplo, os fatores edáficos. Isso havia sido proposto por Tansley na teoria do policlímax (Begon, Townsend & Harper, 2007). Apesar da ênfase dada ao clima, Clements (1916) já havia defendido que além desse fator, seriam causas da sucessão os fatores fisiográficos, bióticos, bem como, edáficos.

Ademais, para alguns pesquisadores, as ideias de Clements apresentavam conteúdo político e implicações sociais.

Embora possam ser colocadas objeções à teoria mais conhecida proposta por Clements e que a metáfora do organismo complexo ou do superorganismo seja discutível, ela se baseou em uma série de observações e experimentos. Clements (1916) propôs um modelo que explicava diversos aspectos das causas e reações para o desenvolvimento de uma formação.

É importante frisar que os trabalhos de Clements, no mínimo, fomentaram discussões e o estabelecimento de uma área de pesquisa. Ele propôs métodos de estudos empíricos, utilizou-se de uma rica terminologia para explicar a dinâmica da vegetação e alguns de seus termos perduraram ao longo da história.

Já Gleason, por meio das caracterizações taxonômicas das espécies vegetais, conseguiu perceber as diferenças individuais que poderiam existir entre seres de uma mesma espécie e como essas diferenças poderiam interferir na dinâmica da vegetação como um todo. Clements também tratou as diferenças sobre os espécimes que compunham uma espécie, quando propôs o termo “*ecads*” (Clements, 1905), entretanto, suas pesquisas priorizavam o entendimento da formação como um todo. Assim, com a formação de Gleason na área da Taxonomia florística e sua experiência em campo e herbários, ao contrário dos ecólogos da época, não foi complicado para ele estabelecer relações de interferência entre os aspectos das plantas individuais e a associação vegetal que culminaram em sua proposta do conceito individualístico.

Parece que pelo fato de Gleason considerar as unidades vegetais de uma forma diferente da maioria dos ecólogos da época, isto é, levando em conta os aspectos florísticos e históricos, a maioria da comunidade científica ecológica não considerou suas ideias e seu conceito individualístico de associação de plantas. Para os ecólogos americanos, aceitar as ideias de Gleason implicaria em abandonar o conceito de unidade de vegetação que era central para os estudos ecológicos embasados nas ideias de Clements.

Ele percebeu que havia se tornado um bom homem no caminho errado, pelo menos na perspectiva dos pesquisadores da área ecológica da época. Apesar disso, Gleason ainda foi convidado para participar de outras conferências na área.

Após longo tempo de discussões e debates em eventos científicos sobre o conceito de organismo complexo e o conceito individualístico, o próprio Gleason em uma carta escrita no ano de 1952, relatou que em um encontro científico realizado na cidade de Boston, em 1948, Herbert Louis Mason (1896-1994), botânico americano, teria afirmado ter tido a mesma ideia que ele e, por nunca ter ouvido falar de seus artigos, pensou tratar-se de uma ideia original.

Nessa mesma carta, Gleason afirmou que em 1950, Robert Langdon Crocker (1914-1963), geólogo e botânico australiano, trabalhou sobre a mesma ideia na Austrália. No mesmo ano da carta, de 1952, Curtis e seus colegas em Wisconsin teriam tido a mesma ideia e possuíam estudos evidentes sobre a questão. Dessa forma, Gleason acreditava que suas ideias seriam revisadas e estendidas em muitos caminhos sem, no entanto, haver alteração de sua estrutura básica.

Analisando-se os fatos ocorridos na época tratada pela presente pesquisa, pode-se considerar que o embate de ideias entre Clements e Gleason ilustra claramente as divergências que podem ocorrer entre pesquisadores com enfoques em diferentes áreas científicas. Pode-se dizer que as discordâncias entre ambos expuseram as oposições metodológicas e terminológicas existentes na época entre a Ecologia Vegetal e a Taxonomia Florística.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R.; HARPER, John Lander. *Ecologia: de indivíduos a Ecossistemas*. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BRANDO, Fernanda da Rocha; CALDEIRA, Ana Maria Andrade. As fases iniciais da Ecologia: as contribuições de Henry Allan Gleason. *Filosofia e História da Biologia*, **8** (3): 453-473, 2013.
- CLEMENTS, Frederic Edward. *Research methods in Ecology*. Nebraska: University Publishing Company, Lincoln, 1905.
- \_\_\_\_\_. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- CRAWLEY, Michael J. *Planet ecology*. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997.
- GLEASON, Henry Allan. The vegetation of the inland sand deposits of Illinois. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History*, **9**: 20-173, 1910.
- \_\_\_\_\_. The structure and development of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **44** (10): 463-481, 1917.
- \_\_\_\_\_. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53** (1): 1-20, 1926.
- \_\_\_\_\_. The individualistic concept of plant association. *American Midland Naturalist*, **21** (1): 92-110, 1939.
- HAGEN, Joel. The development of the experimental methods in Plant Taxonomy. *Taxon*, **32** (3): 406-416, 1983.
- \_\_\_\_\_. Ecologists and taxonomists: divergent traditions in twentieth-century Plant Geography. *Journal of the History of Biology*, **19** (2): 197-214, 1986.
- \_\_\_\_\_. Clementsian Ecologists: The Internal Dynamics of a Research School. *Osiris*, **8**: 178-195, 1993.
- KARNAL, Leandro; FERNANDES, Luiz Estevam; MORAIS, Marcus Vinícius de; PURDY, Sean. *História dos Estados Unidos: das origens ao século XXI*. São Paulo: Contexto, 2007.
- KINGSLAND, Sharon. Defining ecology as a science, pp. 1-13, in: REAL, Leslie A.; BROWN, James H. (eds.). *Foundational of Ecology: Classic papers with commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991.

- \_\_\_\_\_. *The evolution of American ecology, 1890-2000*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005.
- MAJOR, Jack. Plant Ecology as a Branch of Botany. *Ecology*, **39** (2): 352-363, 1958.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. História da ciência: objetos, métodos e problemas. *Ciência & Educação*, **11** (2): 305-317, 2005.
- McINTOSH, Robert Patrick. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- McMULLIN, Ernan. Scientific controversy and its termination, pp. 49-91, in: ENGELHARDT Jr., Hugo Tristram; CAPLAN, Arthur (eds.). *Scientific controversies: Case studies in the resolution and closure of disputes in science and technology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- NICOLSON, Malcolm. Henry Allan Gleason and the Individualistic Hypothesis: The Structure of a Botanist's Career. *The Botanical Review*, **56** (2): 91-161, 1990.
- NUNES, Patrícia da Silva; CAVASSAN, Osmar; BRANDO, Fernanda da Rocha. Frederic Edward Clements e o conceito de sucessão ecológica. *Filosofia e História da Biologia*, **8** (3): 617-626, 2013.
- PINTO-COELHO, Ricardo Motta. *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 2000.
- SCHRÖTER, Carl Joseph; KIRCHNER, Oskar von. *Die Vegetation des Bodensees*. Stuttgart: Zweiter Teil, 1902.
- SHANTZ, Homer LeRoy. Frederic Edward Clements (1874-1945). *Ecology*, **26** (4): 317-319, 1945.
- TANSLEY, Arthur George. The classification of vegetation and the concept of development. *Journal of Ecology*, **8** (2): 118-149, 1920.

**Data de submissão:** 27/06/2016

**Aprovado para publicação:** 17/10/2016



# Function and normativity in social-ecological systems

---

Nei de Freitas Nunes-Neto \*

Cristian Saborido #

Charbel N. El-Hani  $\delta$

Blandina Viana  $\phi$

Alvaro Moreno  $\gamma$

---

**Abstract:** We all live in social-ecological systems. Farms, fisheries, gardens, small towns and big cities are examples of hybrid systems that result from tight interactions between social human components and strictly ecological components. The contemporary literature on social-ecological systems has focused on many different features of them, such as resilience and adaptability, governance, trust relations, measurements of resilience. In this paper, our focus lies in three aspects of social-ecological systems: functionality, organization and normativity. Our central aim in this paper is to discuss the concepts of function and norm in social-ecological systems, inspired by organizational

---

\*  $\delta$  #  $\phi$   $\gamma$  National Institute of Science and Technology in Interdisciplinary and Transdisciplinary Studies in Ecology and Evolution (INCT IN-TREE).

\*  $\delta$  Laboratório de Ensino, Filosofia e História da Biologia (LEFHBio), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Rua Barão do Geremoabo, s/n, Campus Universitário de Ondina, Salvador, Bahia, Brazil, 40170-115. E-mails: nun-esneto@gmail.com, charbel.elhani@gmail.com

# National University of Distance Learning, Department of Logic, History and Philosophy of Science. Facultad de Filosofía, Edificio de Humanidades. Avenida Senda del Rey 7, 28040 Madrid, Spain. E-mail: cristian.saborido@fsof.uned.es

$\phi$  Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas. Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Rua Barão do Geremoabo, s/n, Campus Universitário de Ondina, Salvador, Bahia, Brazil, 40170-115. E-mail: blandefv@ufba.br

$\gamma$  Department of Logic and Philosophy of Science, University of the Basque Country. Avenida de Tolosa 70, 20080, Donostia, San Sebastián, Spain. E-mail: alvaro.moreno@ehu.eus



approaches from philosophy of biology and ecology. Moreover, we also briefly discuss about the need to integrate ethical considerations to the epistemological ones, towards a more complete philosophical approach of social-ecological systems. According to the approach we draw in this paper, there is a double normativity linked to social-ecological systems. These are the natural norms (by and for ecological systems, such as ecosystems, wild bees, crops and wild plants), identified with basic functions (or constraints); and social norms (by social subsystems in social-ecological systems, such as farmers, beekeepers, governments, for themselves or for ecological items), identified with regulatory functions (or regulatory constraints). Based on this distinction we elaborate on the complex relationships one kind of norm establish to the other. We hope with this paper also to stimulate more participation of philosophers of ecology as well environmental philosophers on epistemological and ethical reflections on social-ecological systems.

**Key-words:** organization; regulatory functions; natural norms; social norms; social-ecological systems

### **Função e normatividade em sistemas sócio-ecológicos**

**Resumo:** Todos nós vivemos em sistemas sócio-ecológicos. Fazendas, comunidades de pesca, jardins ou parques, pequenas e grandes cidades são exemplos de sistemas híbridos que resultam de interações estreitas entre os componentes sociais humanos e componentes estritamente ecológicos. A literatura contemporânea sobre os sistemas sócio-ecológicos tem se concentrado em muitas de suas diferentes características, tais como a resiliência e a adaptabilidade, governança, relações de confiança e as medições da resiliência. Neste artigo, nosso foco reside em três aspectos dos sistemas sócio-ecológicos: funcionalidade, organização e normatividade. O nosso objetivo central neste trabalho é discutir os conceitos de função e norma em sistemas sócio-ecológicos, inspirados nas abordagens organizacionais da filosofia da biologia e ecologia. Além disso, nós também discutiremos brevemente sobre a necessidade de integrar considerações éticas às questões epistemológicas, no sentido de uma abordagem filosófica mais completa de sistemas sócio-ecológicos. De acordo com a abordagem que esboçamos neste trabalho, há uma dupla normatividade nos sistemas sócio-ecológicos. Estas são as normas naturais (por e para os sistemas ecológicos, tais como os ecossistemas, abelhas e plantas selvagens), identificadas com as funções básicas (ou restrições); e as normas sociais (por subsistemas sociais dos sistemas sócio-ecológicos, como agricultores, apicultores, governos, atuando sobre si mesmos ou sobre componentes naturais, ecológicos), identificados com funções de regulação (ou restrições regulatórias). Com base nesta distinção elaboramos sobre as relações complexas que um tipo de norma estabelece com o outro tipo. Esperamos

com este trabalho também estimular maior participação dos filósofos da ecologia, bem como filósofos ambientais, em reflexões epistemológicas e éticas sobre sistemas sócio-ecológicos.

**Palavras-chave:** organização; funções regulatórias; normas naturais; normas sociais; sistemas sócio-ecológicos

## 1 INTRODUCTION

We all live in social-ecological systems. Farms, fisheries, gardens, small towns and big cities are examples of hybrid systems that result from tight interactions between social human components and strictly ecological components.

Paradigmatic examples of very well-studied social-ecological systems (hereafter SES) are fisherman communities and fisheries (Ostrom, 2007), farmers, the cattle and the pastures used by them (Berkes, Colding & Folke, 2003), or pollination systems and farmers who produce pollination-dependent vegetables (Kremen, Iles & Bacon, 2012).

SES have been extensively studied in recent years (e.g., Berkes, Colding & Folke, 2003; Abel, Cumming & Anderies, 2006; Ostrom 2007, 2009; Norberg & Cumming 2008; Halliday & Glaser 2011; Kerner & Scott Thomas 2014; Schewenius, McPhearson and Elmqvist, 2014; Kelly *et al.*, 2015), as a consequence of the increasing recognition that many systems – particularly in the contemporary world – are so tightly connected to human societies that they cannot be understood only in terms of ecological theory, but need also a complementary perspective from the social or human sciences (Bennett & Roth, 2015). Moreover, neither can we understand the dynamics and maintenance of human social systems without taking in due account their dependence on ecological systems and processes.

On the one hand, SES are not strictly ecological systems, such as those traditionally investigated by ecologists (e.g., an ecosystem where the sociocultural human presence can be neglected, say, a bromeliad ecosystem in the middle of the Amazon rainforest, far from any human presence). By definition, SES have some social or cultural human presence. On the other hand, SES are not strictly social systems (e.g., a network communication system in the internet, where “natural” or “ecological” components can arguably be neglected), since SES also

contain natural components (such as biological populations or communities or, yet, abiotic natural components) as a necessary part. Despite the difficulties faced when proposing any sharp distinction between social and ecological systems, precisely because they are intermingled in SES, it is sufficient in terms of clarity to conceive a SES as encompassing, necessarily some kind of cultural and/or technological structure that makes possible the integration of human societies to the natural environments. Moreover, and obviously, we can say that the strictly ecological systems are all becoming SES, more and more, with the ubiquitous and increasing human influence on the natural world, on Earth (Allen & Hoekstra [1992], 2015), mainly in the last decades (MA, 2005). After all, even remote ecological systems have been suffering the impact of human societies, for instance, due to climate change, as our species have changed Earth to such an extent that it has been proposed that we live in a new geological era, the Anthropocene (Crutzen, 2002; Steffen, Crutzen & McNeill, 2007; Steffen *et al.*, 2011).

The contemporary literature on SES has focused on many different features of them, such as resilience and adaptability (Berkes, Colding & Folke, 2003; Norberg & Cumming, 2008), governance (Ostrom, 2009), trust relations (Stern & Baird, 2015), measurements of resilience (Kerner & Scott Thomas, 2014; Scheffer, Carpenter & Dakos, 2015), among other aspects. In this paper, our focus lies in three aspects of SES: functionality, organization and normativity.

This perspective is a legitimate one for scientific and social reasons. A philosophical work on organization, normativity and functionality of SES is relevant because it contributes to a more precise conceptual representation and modelling of the studied systems (a more epistemological contribution), but also because it raises – in a clear manner – relevant ethical and political concerns related to social normativity in SES, which only in part can be dealt with from a purely scientific or epistemological perspective (being necessary also a more ethical-political contribution, built from a philosophical point of view).

If we look at the current scientific literature on the subject, we notice, indeed, that different authors have been using some kind of functional, organizational or normative discourse related to SES. Here are some examples:

We first define Diversified Farming Systems (DFS) as farming practices and landscapes that intentionally include *functional* biodiversity at multiple spatial and/or temporal scales in order to maintain ecosystem services that provide critical inputs to agriculture, such as soil fertility, pest and disease control, water use efficiency, and pollination. [...] We explore to what extent DFS overlap or are differentiated from existing concepts such as sustainable, *multifunctional*, organic or ecoagriculture. (Kremen, Iles & Bacon, 2012, p. 44, emphasis added)

From a *functionalist* perspective a social-ecological system is a complex system whose goal is the well-being of a community of humans and non-human life forms and their geophysical environment. [...] That is, from a management perspective, the aim is to understand the *functioning* of the system as the basis for interventions oriented towards the achievement of ‘whole system goals’. (Halliday & Glaser, 2011, p. 4, emphasis added)

In a complex SES, subsystems such as a resource system (e.g., a coastal fishery), resource units (lobsters), users (fishers), and governance systems (*organizations* and *rules* that govern fishing on that coast) are relatively separable but interact to produce outcomes at the SES level, which in turn feed back to affect these subsystems and their components, as well other larger or smaller SESs. [...] The prediction of resource collapse is supported in very large, highly valuable, open-access systems when the resource harvesters are diverse, do not communicate, and fail to develop *rules* and *norms* for managing the resource. (Ostrom, 2009, p. 419, emphasis added)

In the first excerpts, from Kremen, Iles & Bacon (2012) and Halliday & Glaser (2011), we can notice the use of the concept function or derivatives, while in the last one, by Ostrom (2009), we can notice the use of the concepts of organizations, rules and norms. One thesis we support here is that these terms convey something important about the scientific and philosophical perspectives assumed by these authors in the study of SES, although they do not point directly to the philosophical perspectives on which we will base our approach.

We think that we can consistently discuss, at least in part, the use of a functional and organizational language about these systems on the organizational approach to biological and ecological systems (Mossio, Saborido & Moreno, 2009; Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014),

because the functional ascriptions to the social and ecological subsystems of SES have a normative character that can be clearly defined from the point of view of these approaches. Importantly, the contributions from the point of view of organizational approach (from epistemology of science) will need a complementary point of view, from ethics. This complementary, ethical, point of view will be only briefly developed here. We point out that it is still needed a clear conceptual integration between the organizational point of view, on the SES, by one hand, with the ethical considerations, by the other, based on some approach of debates in moral philosophy (such as the debate about moral ontology and the debate between the moral theories; see Singer, 2004; Warburton, 2004), as we will explain better below.

Based on the context discussed above, as well as in previous works on functionality and organization of biological and ecological systems (Mossio, Saborido & Moreno, 2009; Saborido, Mossio & Moreno, 2011; Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014), our central aim in this paper is to discuss the concepts of function and norm in SES, inspired by organizational approaches from philosophy of biology and ecology, leaving the deeper ethical and political considerations for further works. Our elaboration on these concepts here will constitute a step towards a more integral scientific and philosophical perspective on SES, which should account also for the concepts of malfunction, regulation, resilience and values, for instance.

To achieve this aim, the structure of the argument will be the following. In section 2 we will characterize in more detail the normative notion of function in the contemporary philosophy of biology and introduce the recent organizational approach to biological organisms and ecological systems. In section 3 we develop a theoretical approach to the notion of function in SES explicitly based on the Organizational Approach to ecological functions. From this point of view, we will present a general theoretical proposal for SES, with an emphasis on the concepts of function and norm. We will use as an example one particular SES, a system of fruit production dependent on pollination activity performed by wild bees. Finally, in section 4, we present our final remarks.

## 2 THE ORGANIZATIONAL APPROACH IN PHILOSOPHY OF BIOLOGY AND ECOLOGY

### 2.1 Biological functions and living normativity

In the contemporary philosophy of biology, there are two main ways to ground the kind of disposition that can be interpreted as a function. On the one hand, the different causal-role approaches (*e.g.* Cummins, 1975; Craver, 2001; Boorse, 2002) base the theoretical grounding of functions on the disposition of a specific trait to contribute to achieve a concrete systemic goal or capacity. On the other hand, evolutionary approaches interpret that a biological trait's effect is a function if it entails a disposition to contribute, either in past instances or in current organisms, to the selection of the trait via natural selection (as defended by the Selected Effect Theories put forward, among others, in Wright, 1973; Millikan [1989], 1998; Neander [1991], 1998) or to the fitness of the past (Weak Etiological Theories such as Buller, 1998) or present organisms (Propensity View of Bigelow & Pargetter, 1987).

The causal-role approach, both in the classical systemic definitions (Cummins, 1975; Davies, 2001; Craver, 2001) and in the more specific formulations of the so called Goal Contribution Approach (Nagel [1977], 1998; Boorse, 2002), defines functions as current means-end relationships, and more specifically as current contributions of components to the emergence of a specific capacity of the containing system. Therefore, according to this view, functions do not refer to any causal process that would explain the existence of the function bearer. We claim that this interpretation has many virtues for the scientific practice but in the end fails to provide a fully satisfactory ground for the normativity of functional ascriptions because it underdetermines the conditions for functional ascriptions. Avoiding any teleological interpretation, causal role approaches subsume the concept of function under the notion of cause. According to most of these accounts, a function is simply a particular causal relation among components of a system that is set apart from other causal relations only because of scientific or pragmatic interests (see Cummins, 1975). And this is problematic since, as McLaughlin (2001; 2009) has pointed out, functions seem to show a particular type of relationship between certain means and goals

in a system, which go beyond the standard concept of causality and have a normative flavor. When a function is ascribed a certain rule is postulated at the same time, a rule that is applicable to the behavior of what we consider as functional.

Although the causal-role theorists use to deny it (see, for instance, Cummins, 2002 or Davies, 2001), there is a general assumption in the philosophy of biology that biological function is a normative concept, and not just a descriptive notion, because it refers to some effect that *should take place*, not only that *it takes place* (Price, 1995, 2001, p. 12-15; Hardcastle, 2002, p. 144). For example, saying that the heart's function is pumping blood is equivalent to stating that tokens of the type "heart" should pump blood.

Clearly, the normative dimension of functions requires an appropriate theoretical justification of the criteria under which the functional relationships are identified as such and distinguished from all the other causal relations in the activity of a system. If functions are normative and, accordingly, they should be understood as norms that must be satisfied, an adequate approach should explain why there are some causal relations that must be accomplished whereas others (the non functional or "accidental" effects) simply occur, only casually happen. Causal role definitions turn out to be systematically under-determined: and they do not restrict functional ascriptions to the relevant classes of systems, traits and goals, because there is no difference among causal relations in terms of an intrinsic normativity. In contrast to this view, the evolutionary approaches are able to avoid the problem of the under-determination of the causal-role theories, because they address normativity by appealing to teleological dimension of the concept of function: evolutionary view tries to answer teleological questions such as "why does a trait exist?" or "why a trait will exist in the future?" providing a characterization of a "causal loop" that appeals to relevance of the functional effect for the evolutionary preservation across generations (through the action of the natural selection) of the functional bearer. This allows us to offer a suitable characterization of normative function: a function is an effect of a biological trait that had been evolutionarily selected precisely due to that functional effect. Consequently, that trait should do what it was selected for (Millikan [1989], 1998; Neander [1991], 1998).

The main problem of the evolutionary perspective is that every evolutionary account is *epiphenomenal*: functional ascriptions have no relation to the current contribution of the trait to the system, since they point solely to the selective history of the trait (see Christensen and Bickhard, 2002; Mossio, Saborido & Moreno, 2009). And this epiphenomenal character is at odds with the fact that, in order to be explanatory and relevant as a scientific tool, a function of a trait is expected to have a relation – captured by the causal role approaches – to what that function bearer currently does (and should do), and not only to the causes of its current existence.

In conclusion, the causal-role approach is, on the one hand, unable to adequately ground the normative dimension of functional explanations because underdetermines the conditions for the ascription of biological functions. And, on the other, the evolutionary accounts cannot offer a tenable formulation of normative function for current organisms since their approach is problematically epiphenomenal.

The organizational approach we endorse in this paper aims to overcome those limitations by combining both approaches in a systemic, teleological and non-epiphenomenal account of biological functions. This approach is at the same time a causal-role and an etiological approach. In this way, it is able to provide clear criteria for the ascription of functions in a normative way that appeals to a causal-loop that explains the current existence of the functional bearer. However, unlike the evolutionary approaches, the organizational approach avoids the problem of epiphenomenalism, since that causal-loop is found in systemic features of living beings, focusing therefore on the biological properties of current biological organizations.

## **2.2 The organizational approach to functions in biological organisms**

Different formulations of organizational approach have been recently proposed, among others, by Schlosser (1998), Collier (2000), Bickhard (2000; 2004), McLaughlin (2001), Christensen & Bickhard (2002), Delancey (2006), Edin (2008), and Mossio, Saborido & Moreno (2009). They ground functional ascriptions in the fact that biological systems realize a specific kind of causal regime in which the actions of



a set of parts are a condition for the persistence of the whole organization through time. Organizational theories argue that there is a causal loop, based in the self-maintenance of organisms, that allows us to state that a trait has (or serves) a specific function when that trait contributes to the maintenance of the biological organization to which it belongs through the performance of an specific effect (which will be the trait's function). Consequently, organizational theorists claim that the functional effect has an explanatory relevance to account for the very existence of the functional bearer. A function is, at the same time, an effect and a cause of the current presence of a functional trait, according to a causal-loop that is accessible from a systemic frame. Therefore, the organizational approach accounts for the reasons for the existence of a functional trait, as it endorses a teleological interpretation of functionality, and, since it also assumes a systemic view, does not fall in the problem of epiphenomenalism.

Moreover, the organizational approach claims that the effect of a trait that contributes to the self-maintenance of the organization is a normative function. Organizational functions are biological performances necessary for the persistence of the system in which the functional trait exists. If a functional trait fails to produce its function, then it will not be around for very long, because it cannot be re-produced by the system and, in the last term the biological system won't be capable of self-maintenance (see Schlosser 1998; McLaughlin, 2001, p. 191). That particular interpretation of normativity presumes that norms can be interpreted as conditions of existence: a trait effect is a normative function iff that effect is a condition of existence of the trait. In Christensen & Bickhard's words: "[a functional trait] can succeed or fail in supporting the system, and this makes a distinct difference to the system, and to the world" (Christensen & Bickhard, 2002, p. 16). Accordingly, in organisms, functional norms are not external "observer-dependent" values because they appeal to the *conditions of existence* of a living organization. Organizational functions are norms *imposed by the system itself*.

Biological self-maintenance implies integration among the different processes and structures involving the traits of an organism. If we consider, for instance, the classical example of the function of the heart, this definition would imply that the heart has the function of pumping

blood since pumping blood contributes to the maintenance of the organism by allowing blood to circulate, which in turn enables the transport of nutrients to and waste away from cells, the stabilization of body temperature and pH, and so on. At the same time, the heart is produced and maintained by the organism, whose overall integrity is required for the ongoing existence of the heart itself. Lastly, the organism realizes *organizational closure*.

The organizational closure is realized when a network of material structures is able to exert mutual constraining actions on its boundary conditions, such that the whole network is collectively self-maintaining<sup>1</sup>. Whereas each constraint - that is, the local and contingent causes, exerted by specific structures or processes, which reduce the degrees of freedom of the system on which they act (Pattee, 1972; Moreno & Mossio, 2015, p. 4) - is not *per se* able to achieve self-maintenance, the whole network of constraints, insofar as it is subject to organizational closure, can avoid its own decay due to its far-from-equilibrium nature, by constraining its own surroundings in such a way as to recursively assure the replacement of the different components. Thus, the close association between complexity and integration accomplished by organizational closure is a mark of biological self-maintenance.

In sum, organizational approaches claim that organizational closure of constraints constitutes the relevant causal regime in which the teleological and normative dimensions of functions of organismic traits

---

<sup>1</sup> For a detailed theoretical characterization of the crucial notion of “closure of constraints”, see Moreno & Mossio (2015). In their words:

“Closure is a specific mode of dependence between a set of constraints. In very general terms, it refers to all those cases in which, instead of having a linear chain of dependence relationships between constraints, the chain folds up and establishes *mutual* dependence. In formal terms, a set of constraints C realises closure if, for each constraint  $C_i$  belonging to C:

1.  $C_i$  depends directly on at least one other constraint of C ( $C_i$  is de-pendent);
2. There is at least one other constraint  $C_j$  belonging to C which depends on  $C_i$  ( $C_i$  is enabling).

Closure refers then to an organisation in which each constraint is involved in at least two different dependence relationships, in which it plays the role of enabling and dependent constraint, respectively. The network of all constraints, which fit the two requirements, is – we hold – collectively able to self-determine (or, more specifically, self-maintain [...]) through self-constraint” (Moreno & Mossio, 2015, p. 20-21).

can be adequately grounded. An organizational function is a constraining action that is an effect of and a condition for the self-maintenance of the organism. Moreover, such mutual dependence between existence and activity provides an intrinsic and naturalized criterion to determine what norms an organism and its traits are supposed to follow.

### **2.3 The organizational approach to functions in ecological systems**

The organizational perspective was applied to ecological systems by Nunes-Neto, Moreno and El-Hani, who defined an ecological function as “a precise (differentiated) effect of a given constraining action on the flow of matter and energy (...) performed by a given item of biodiversity, in an ecosystem closure of constraints.” (Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014, p. 131). The main element here is the idea of an ecosystem closure of constraints, which is the basis to ground the teleology and normativity of functions, from a naturalized organizational perspective.

We can explain the basic idea further by considering the example of a minimal ecosystem with three functional groups: producers, consumers, and decomposers of organic matter; and two hierarchical levels (i.e., in a hierarchy of control, cf. Ahl & Allen, 1996): the level of the items of biodiversity (which act as the constraints) and the level of the flow of carbon atoms (the processes). In our minimal ecosystem, the items of biodiversity are the functional groups. The producers of organic matter (plants) constrain the flow of carbon atoms, reducing its degrees of freedom, through the absorption of carbon dioxide and carbon fixation in photosynthesis. The flow of carbon atoms becomes more determinate, more harnessed, as those atoms become part of the plant biomass. Part of this biomass (leaves, fruits, sprouts, etc.) is eaten by the consumers (herbivorous animals), which further channel the flow of carbon, when carbon atoms become part of their biomass. When the consumers and producers die, the animal carcasses and plant leaves, fruits, and twigs constitute the organic matter that is further

processed by decomposers, transforming it into available nutrients for plants and, thus, closing the cycle.

There is a mutual dependence between these constraints. The consumers, for example, constrain the flow of matter in a way that reduces its degrees of freedom, and, with this effect in the ecosystem as a whole, they create enabling conditions to the existence of the decomposers. Thus, on the one hand, they are enabling conditions to the decomposers, while, on the other, they are dependent on the producers of organic matter and on the very decomposers that mobilize nutrients to the producers.

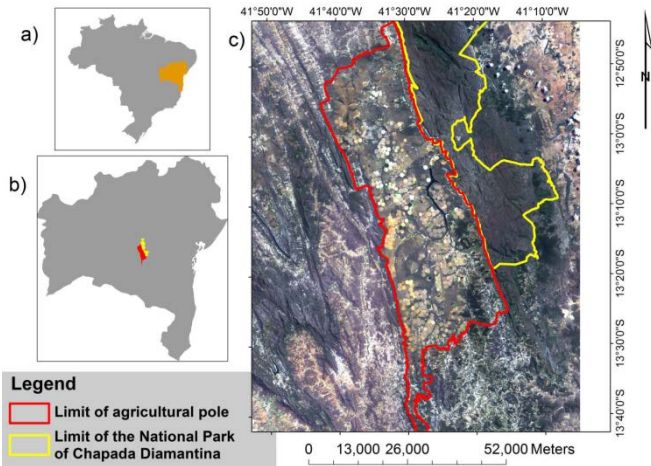
The producers, consumers, and decomposers play functions that contribute to the self-maintenance of the ecological system and these functions correspond to their constraining action on the flow of matter and energy within the ecosystem closure of constraints.

### **3 TOWARDS AN ORGANIZATIONAL APPROACH TO SES**

We suggest that the idea of organizational closure of constraints (already applied to organisms and ecosystems) can, at least in principle, be applied to SES, following an earlier suggestion by Velasco (2008).

In order to try to extend the organizational approach to SES we will consider a specific kind of SES, namely, that of a food production system based on bee pollination. A concrete instantiation of this kind of SES is the *apple production system in an agricultural pole and a National Park* [c. 200.000 ha] in Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Viana *et al.*, 2014; see Fig.1).

For the sake of the argument, let us first consider a two-level ecological system (following our previous organizational approach in ecology, explained above) composed by a flow of matter (at level  $L_1$ ) and by ecological entities acting as constraints on this flow of matter (at level  $L_2$ ).



**Fig. 1.** A specific kind of SES, a food production system based on bee pollination. This is a concrete instantiation of a SES for apple production which integrates an agricultural pole and a National Park [c. 200.000 ha], in the region of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. (from: Viana *et al.*, 2014)

In our case study, the flow of matter can be instantiated in the flow of carbon atoms present in the fruits produced by the system, whereas the ecological constraints can be identified with actions of the items of biodiversity<sup>2</sup>, more specifically, the apple trees (the producers of organic matter), the wild bees (the pollinators), and the soil organisms (decomposers of organic matter in soils). The entities and processes in these two levels integrated in a control hierarchy (Ahl & Allen, 1996)

---

<sup>2</sup> An item of biodiversity is “a biological entity or activity directly relevant for the maintenance of an ecosystem, by actively participating in, at least, one constraining action within this same ecosystem”. This concept does not simply refer to species composition, but also to entities or activities that are considered – by contemporary ecology (mainly BEF) – biodiverse. Hence, this concept – which is hierarchical and scale-free (just as the ecosystem concept) – “includes in its domain (...) the following items: morphological or physiological traits, organisms, populations, species and functional groups” (Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014, p. 132; see also Cooper, El-Hani, Nunes-Neto, 2016). We could identify a number of different items of biodiversity in the SES we are analyzing, using a series of different criteria, but for the sake of simplicity we will consider only three items in our analysis.

constitute the natural ecological subsystem of the SES in our case study.

The constraints found in this SES harness in a functional way the flow of matter (producing, consuming, storing or degrading it), and they contribute in this way to the maintenance of the whole SES. It is important to understand that these constraints are mutually dependent, and this mutual dependence embeds them in an ecological closure of constraints. For instance, the apple trees are, on the one hand, *dependent* on the regeneration of organic matter in soils (since the plants demand nutrients, such as N, P and K available to absorption by the roots, in the soil) and they are, on the other hand, *enabling* for the wild bees (since they are flowering plants, and the flowers are conditions of possibility for pollination). The wild bees, in turn, are *dependent* on the apple trees, but are *enabling* to the soil organisms, which decompose the fruits or other organic matter in the soils, since there would be no fruits without pollination. This decomposition of organic matter by soil organisms contributes to the fertility of soils, which, in turn, creates conditions for the growth of apple trees. The soil organisms are *dependent* on wild bees, but also *enabling* to apple trees.

Having made this description, let us take into account now that, in our case study, this ecological system is in interaction with social systems (as subsystems of the SES) and, for the sake of simplicity, that there are two levels in the social systems, with their respective functions and norms.

One level is composed by social agents and norms that interact more closely with the ecological systems. In our case study, let us consider the farmers, the (sub)systems involved in the transportation and distribution of the fruits, the fruit consumers as well as the (sub)systems that are responsible for the collection and treatment of organic wastes. Further, we will elaborate more on this, building a more precise representation, but now a coarse representation is enough. Thus, we can say that these social agents and norms (at level  $L_3$ ) act on the ecological constraints (at level  $L_2$ ), constraining or modulating them.

Another level of the social subsystems is composed by agents or norms (in a more political level of action, which we call here level  $L_4$ ) which act by modulating the behavior of the other – abovementioned – social agents or norms (at level  $L_3$ ).

In sum, the result is a four-level hierarchical system composed by the flow of matter ( $L_1$ ), the ecological constraints ( $L_2$ ), the social agents or norms, which have a more direct contact with the natural subsystems ( $L_3$ ) and the social agents or norms, which act in a more political level ( $L_4$ ), all related to each other, directly or indirectly, in complex ways.

### 3.1 Normativity in social-ecological systems

Since function is a normative concept, it is necessary to explain what we understand by norm here. This clarification of the meaning of norm and the normative dimension of the concept of function will be at the same time a more precise elaboration on the organization (maybe an ontology) of SES we have proposed above.

First of all, let us clarify that in our approach there are two main kinds of norms: 1) *natural norms* (*by* and *for* ecological systems, such as ecosystems, wild bees and wild plants), identified with basic functions (or constraints); and 2) *social norms* (*by* social subsystems in SES, such as farmers, beekeepers, governments, *for* themselves or *for* ecological items), identified with regulatory functions (or regulatory constraints). Let us now explain them, illustrating with our case study.

The natural norms (of strictly ecological systems) are linked to a natural and intrinsic normativity of such systems. In general, they could be identified with the fulfillment of a global capacity of these systems, such as cohesion (Collier, 2000), resilience (Holling, 1973, 1996; Folke *et al.*, 2004; Gunderson, Allen & Holling, 2010; Curtin & Parker, 2014), or simply the self-maintenance of the whole system (Mossio, Saborido & Moreno, 2009), etc. To our understanding the concept of ecosystem closure of constraints (Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014; Cooper, El-Hani, Nunes-Neto, 2016) is an adequate representation of the natural ecological norms. The ecosystem closure of constraints (which can be characterized in terms of mutual dependence relationships between constraints, as we have explained above) with the entanglement of the flow of carbon atoms and the apple trees, the wild bees and the soil organisms constitute an example of the natural norm of the ecological (sub)system of the particular SES we are examining.

The social norms, in turn, can be split up in two kinds. The first, which we call the 1<sup>st</sup> order social norms, are *directed towards* ecological

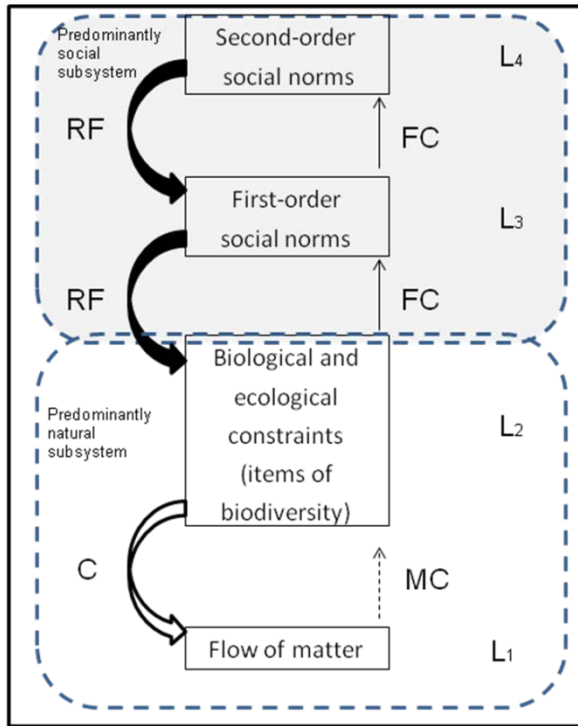
items. They are the *presuppositions of what the ecological items in SES should do* (e.g., wild bees in SES *should pollinate flowering plants in a given rate*; wild plants in SES *should produce fruits in a given rate*, etc.). Commonly, but not necessarily, these norms are presuppositions made by the agents that more directly interact with the ecological systems. For instance, an apple producer assumes a presupposition about the amount of fruits he or she will need in order to keep a given pattern of production. And this will indirectly refer also to the pollination rates, since fruit production depends on pollination in this case.

The second kind of social norms are the 2<sup>nd</sup> order social norms, or as we prefer to call them, the social metanorms. These are norms about *what the social agents should do in terms of their own behaviors and value systems, having direct influence on the 1st order social norms* (and, indirectly – but quite significantly – also on some of the natural norms of SES). While the 1<sup>st</sup> order social norms are related to the direct design and intervention on SES, and as such they *target* the very ecological items constituting the SES and their respective normativity, by its turn, the social metanorms are *reflexive*, in the sense they are by human agents towards – or *targeting* – other or the same human agents. In this sense, social metanorms target, specifically, the issues related to the *role of science in the social and environmental problems*, the *laws* related to environment, the *value systems* (epistemic and moral) that guide our interactions among ourselves and with nature, as well as the *educational processes* in science, technology, society and environment, for instance. As an example, we can treat the role of public banks in funding agriculture in a given region as a social metanorm. Depending on the pattern of funding, a given kind of agriculture (such as agroecological; see Altieri, 1999) will be more supported than another (such as agribusiness), having a direct influence on the apple producers, for instance, but also, indirectly and significantly, on the natural (sub) system of the SES (for a schematic representation, see Figure 2).

Here a qualification is necessary: why have we pointed out to *norms* and not *agents*, when it comes to the predominantly social subsystems



of SES? For us, it seems more adequate to think about the social subsystem of a SES in terms of *norms* and not *entities*, such as *agents*. We suggest that a representation in terms of norms, present in all social agents (although in different degrees, combinations or emphases) is more precise than a representation in terms of types of agents (although that discourse in terms of agents seems easier to understand). This is the case because the kind of normativity in the social subsystem is more important than the kind of entities or social groups that perform it. In other words, once we go to a description of the social norms, we will see that both social norms (1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> order) are present – more or less – in all social agents or systems, in a complex pattern. For instance, a farmer, who is an agent usually characterized – *qua* farmer, that is, according to his/her social (main) function – by the performance of 1<sup>st</sup> order social norms (because of his/her more direct interactions with the natural systems of SES, such as plant trees or other organisms), performs also 2<sup>nd</sup> order social norms (because of his/her role as a political agent – for instance, through his/her participation in social movements, social organizations, legal and political discussions about the agricultural laws, educational processes involving his/her own child – able to modulate the 1<sup>st</sup> order social norms). Interestingly, this representation in terms of norms and not agents allows us to notice a feature of social functions – which, as pointed out by Jax (2005) is similar to ecological functions – that is, the fact that one given agent can perform different roles depending on his/her context. For instance, one given person can assume the social function of teacher in her school, while – in a different moment – that of a mother at home. So, since, one given agent assumes different roles in society, depending on the particular context of social living, a characterization in terms of the norms guiding the specific interactions seems a more precise one.



**Fig 2.** Abstract/general scheme of four non-nested levels in a control hierarchy (sensu Ahl & Allen, 1996) of a SES. L<sub>1</sub> is the level of the flow of matter (e.g., the flow of Carbon, which traverses and is constrained through the bodies of producers, consumers and decomposers of organic matter in an ecosystem); L<sub>2</sub> is the level of the biological and ecological constraints (e.g., the items of biodiversity, the producers, consumers and decomposers of organic matter; which act constraining through their own metabolic, physiological and ecological actions the flow of matter); L<sub>3</sub> is the level of the first-order social norms (which are embodied, for instance, by agricultural practices, directly acting on the items of biodiversity); L<sub>4</sub> is the level of the second-order social norms (which are embodied, for instance, in agricultural laws, value systems, political settings etc). RF indicates a Regulatory Function; C, a Constraining action; FC, a Functional Contribution (analogous to a formal cause); and MC, a material contribution (analogous to a material cause). The predominantly social part of the system is represented within the grey box, while the predominantly natural part is within the white box.

The relationships between natural and social norms constitute a central and complex issue. It seems that, in SES, some natural norms of ecological systems need to be maintained in the biological or ecological structures (the items of biodiversity, for instance), whereas other natural norms are effectively harnessed or modulated by human actions (following social purposes). And here we reach a central question for the understanding and design of SES, for which an organizational perspective (both scientific and philosophical) can contribute to answer: how is it possible for a SES to accommodate both natural and social norms, in a way that the higher level social norms does not undermine the lower level, natural, norms?

Let us now explain this issue through our case study. For this, imagine two extreme states of affairs or conditions. One is a pure natural condition (where there are only natural norms at work, with no social norms). This situation is simply not problematic because there are no humans involved at all. It is however, an idealized situation, which is patently false in the current state of affairs, where the human presence on Earth is ubiquitous. We could even say that once human species appeared on Earth, ecological systems in interaction with human beings could not anymore be considered “purely ecological”, but had to be considered as SES. At the other extreme, let us focus on a situation of a purely social/cultural world. This is also clearly an idealized situation, since social norms are embodied and grounded, in some degree, in biological, natural organizations and also dependent on ecological organizations. So we are always somewhere in between the two extremes.

In spite of being always somewhere in between the middle, the problem, however, is that in the current environmental crisis we are all facing (MA, 2005), the social norms are superimposing themselves on the natural norms, in a way that may cause the collapse of many SES in the future (or are already causing). For instance, taking our case study, the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> order social norms – associated respectively to the agricultural practices and public policies in agriculture, among others – are impacting the maintenance of the wild bee communities as well as the flowering plants, mainly the wild species, and as a consequence, are affecting the very flow of carbon harnessed by them.

If, on the one hand, social norms need to modulate the natural norms in order to ensure the maintenance of the human society (which could be identified with human well-being or with environmental services (see Nunes-Neto, Carmo & El-Hani, 2016), according to this particular scientific-ideological perspective), on the other these social norms cannot exceed some limits, since otherwise the social norms will destroy the cohesion, resilience, or simply the capacity of self-maintenance of the natural (sub)systems.

Of course, the natural systems we are examining – as well as many other cases of SES – are not autonomous in relation to the human social (sub)system. For instance, the domesticated apple trees cannot reproduce by themselves, directly depending on 1<sup>st</sup> order social norms to be reproduced. By no means this is an exception, seeming, rather, to be a general rule for domesticated animals and plants: since these organisms were – at least in part – a result of a human creation – many along millennia of coevolution, artificial selection and domestication – it is more precise to qualify them as hybrid, both biological and cultural, objects (we can call them biocultural objects).

It is important to highlight that this, in our view, should not lead us to a denial of nature or “naturalness”, as sometimes Latour (1999) alluded. It is not neglecting nature – both in our scientific understanding as well as in our social practices toward it – that we, as social agents, will be able to establish adequate social norms, targeting the maintenance of SES for large – ideally infinite – time-horizons (for critiques on Latour’s position, see Larrere, 2013 and Nunes-Neto, 2015). Also, it is not pure technology that will save us from the environmental crisis<sup>3</sup>. Rather on the contrary: we need to adequately recognize the natural norms that underlies the collective maintenance of these hybrid objects within an ecological system, hence, not designing social norms which could violate their natural norms, because this violation of biocultural objects’ natural norms (such as it happens, sometimes, with domesticated animals or plants) is a destruction of the conditions of possibility of the very social purposes – seek when the social norms are designed, ultimately fixed in the 2<sup>nd</sup> order social norms – and as a consequence affects the viability of the whole SES. This means that, for

---

<sup>3</sup> Such as robot bees, for the case of colony collapse disorder, associated to pollination deficits (see <http://robobees.seas.harvard.edu/>).

instance, “some norms of an apple tree” should be maintained inviolable (“such as the biological closure of constraints of the apple tree on the flow of matter that traverses it”; which presupposes a mutual dependence relationship between constraints, such as the roots, the trunk and the leaves/canopy), while others, inevitably should be modulated, in order to increase fruit production, such as flower and fruit production by the apple tree or the reproduction of the apple tree, which is strongly dependent on agricultural practices, developed along history.

The recognition of natural norms in SES is somewhat the recognition of those natural norms or dimensions of the biocultural objects that are *inviolable*, although they *should* be modulated in order to reach social purposes. And here it is the hard question: is it possible for social norms to *modulate* natural norms (in order to reach social purposes, such as fruit production for human beings) but *without violating* the natural norms themselves (which would imply a destruction of the whole system)? If yes, *how* would that be possible? This question seems central to an understanding of the complex relationships between natural and social norms in SES. Although we raise it here, we leave it open for further investigations.

However, before finishing this section, it is important to say some words on the role of ethics in connection with the social norms. Among the elements composing the social norms (of 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> order) it is worth mentioning the ethical perspectives one could assume in his/her actions. We propose to organize these elements in two main groups: 1) the moral ontology, that is the definition of those who are worth of moral consideration. For instance, what are the ones morally considered? Some human beings, all human beings, all non-human animals, communities, ecosystems? and 2) the normative moral theories (virtue ethics, utilitarian ethics, deontological ethics), which, in turn offer the criteria to justify a moral act, with a relative independence from the moral ontology assumed (Warburton, 2004). More specifically: to what trend in moral philosophy would the organizational approach in epistemology of biology and ecology be closer?

Although we point to these elements here a more elaborated approach integrating the organizational approach in philosophy of biology and ecology (an epistemic perspective), by one hand, and the debates and contributions from moral ontology and the ethical theories

(an ethical perspective), by the other, needs a more careful consideration in the future.

#### **4 CLOSING REMARKS**

In this paper we examined the concepts of function and norm in SES from the point of view of organizational perspectives from philosophy of biology and ecology.

Our main conclusion is that an adequate understanding of SES require a double normativity: natural and social norms related to each other in complex ways. Seemingly, the social norms should adequately modulate, but not violate, the natural norms of ecological systems, if they are designed to contribute to the sustainability of the whole SES. But how to do that is a hard issue.

Different questions can be raised for future investigations, in order to reach a more complete and satisfactory framework for SES. For instance, we can ask:

- 1) What is the role of functional regulation, as a social norm, in SES?
- 2) How could we define malfunction in SES? More specifically, we could ask: how could a definition of malfunction be applied for the case of colony collapse disorder or pollination deficit, which are currently affecting wild bees?
- 3) How can we understand the first and second-order social norms, in terms of ethics (moral ontology and ethical theories)? In order to reach a more complete understanding of SES, how is it possible to connect epistemological perspectives on the organization of SES with ethical considerations coming from debates in moral philosophy and environmental ethics?

These are socially, environmentally and politically relevant questions for further research in philosophy of ecology and environmental ethics, to which the work of philosophers can shed some light.

#### **Acknowledgments**

Nei de Freitas Nunes-Neto thanks to CNPq (National Council for Scientific and Technological Development, Ministry of Science and

Technology, Brazil) for the post-doctoral research Grant number 201618/2014-1. Charbel N. El-Hani is indebted to CNPq for the research support through Grant number 301259/2010-0 and CNPq and FAPESB (State of Bahia Foundation for the Support of Research) for funding of project PNX0016\_2009. Alvaro Moreno acknowledges aid from the Research Project IT 505-10 of the Gobierno Vasco and FFU2009-12895-CO2-02 and FFI2014-52173-P of the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad.

## References

- ABEL, Nick; CUMMING, David H.M.; ANDERIES, John M. Collapse and Reorganization in Social-Ecological Systems: Questions, Some Ideas, and Policies Implications. *Ecology and Society*, **11**(1): 17, 2006.
- AHL, Valerie; ALLEN, Timothy F.H. *Hierarchy theory: a vision, vocabulary, and epistemology*. New York: Columbia University Press, 1996.
- ALLEN, Timothy; HOEKSTRA Thomas. *Toward a unified ecology* [1992]. New York: Columbia University Press, 2015.
- ALTIERI, Miguel. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **74**: 19-31, 1999.
- BENNETT, Nathan J.; ROTH, Robin (eds.). *The Conservation Social Sciences: What?, How? and Why?* Vancouver: Canadian Wildlife Federation and Institute for Resources, Environment and Sustainability / University of British Columbia, 2015.
- BERKES, Fikret; COLDING, Johan; FOLKE, Carl. *Navigating Social-ecological Systems: Building Resilience for Complexity and Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- BICKHARD, Mark H. Autonomy, Function, and Representation: Communication and Cognition. *Artificial Intelligence*, **17** (3-4): 111-131, 2000.
- \_\_\_\_\_. Process and Emergence: Normative Function and Representation. *Axiomathes – An International Journal in Ontology and Cognitive Systems*, **14**: 121-155, 2004.
- BIGELOW, John; PARGETTER, Robert. Functions. *Journal of Philosophy*, **84** (4): 181-196, 1987.
- BOORSE, Christopher. A. Rebuttal on Functions. Pp: 63-112, in: ARIEW, Andre; CUMMINS, Robert C.; PERLMAN, Mark (eds.).

- Functions: new essays in philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- BULLER, David J. Etiological Theories of Function: A Geographical Survey. *Biology and Philosophy*, **13**: 505-527, 1998.
- CHRISTENSEN, Wayne D.; BICKHARD Mark H. The Process Dynamics of Normative Function. *The Monist*, **85**: 3-28, 2002.
- COLLIER, John. Autonomy and process closure as the basis for functionality. *Annals of the New York Academy of Science*, **901**: 280-290, 2000.
- COOPER, Gregory J.; EL-HANI, Charbel N.; NUNES-NETO, Nei F. Three approaches to the teleological and normative aspects of ecological functions. Pp. 103-122, *in*: ELDREDGE, Niles; PIEVANI, Telmo; SERRELLI, Emanuele; TEMKIN, Ilya (eds.). *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*. Chicago: University of Chicago Press, 2016.
- CRAVER, Carl F. Role functions, mechanisms, and hierarchy. *Philosophy of Science*, **68**: 53-74, 2001.
- CRUTZEN, Paul J. Geology of mankind: the Anthropocene. *Nature*, **415**: 23, 2002.
- CUMMINS, Roberts. Functional Analysis. *Journal of Philosophy*, **72**: 741-765, 1975.
- \_\_\_\_\_. Neoteleology. Pp: 157-172, *in*: ARIEW André; CUMMINS Robert C.; PERLMAN, Mark (eds.). *Functions: new essays in philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- CURTIN, Charles G.; PARKER, Jessica P. Foundations of resilience thinking. *Conservation Biology*, **28**: 912-923, 2014.
- DAVIES, Paul S. *Norms of Nature: Naturalism and the Nature of Functions*. Cambridge, MA: MIT Press, 2001.
- DELANCEY, Craig. Ontology and teleofunctions: A defense and revision of the systematic account of teleological explanation. *Synthese*, **150**: 69-98, 2006.
- EDIN, Benoni. Assigning biological functions: making sense of causal chains. *Synthese*, **161**: 203-218, 2008.
- FOLKE, Carl; CARPENTER, Steve; WALKER, Brian; SCHEFFER, Marten; ELMQVIST, Thomas; GUNDERSON, Lance, H.; HOLLING, C. S. Regime shifts, resilience and biodiversity in eco-



- system management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**: 557-581, 2004.
- GUNDERSON, Lance H; ALLEN, Craig R.; HOLLING, C. S. *Foundations of Ecological Resilience*. Washington, DC: Island Press, 2010.
- HALLIDAY, Andrew; GLASER, Marion. A Management Perspective on Social Ecological Systems: A generic system model and its application to a case study from Peru. *Research in Human Ecology*, **18** (1): 1-18, 2011.
- HARDCASTLE, Valerie G. On the normativity of functions. Pp: 144-156, *in*: ARIEW André; CUMMINS Robert C.; PERLMAN, Mark (eds.). *Functions: new essays in philosophy of psychology and biology*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- HOLLING, Crawford S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 1-23, 1973.
- \_\_\_\_\_. Engineering resilience versus ecological resilience. Pp. 31-44, *in*: SCHULZE, Peter C. (ed.). *Engineering Within Ecological Constraints*. Washington, DC: National Academy Press, 1996.
- JAX, Kurt. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos*, **111**: 641-648, 2005.
- KELLY, Claire; FERRARA, Agostino; WILSON, Geoff A.; RIPULLONE, Francesco; NOLÈ, Angelo; HARMER, Nichola; SALVATI, Luca. Community resilience and land degradation in forest and shrubland socio-ecological systems: Evidence from Groggione, Basilicata, Italy. *Land Use Policy*, **46**: 11-20, 2015.
- KERNER, David A.; SCOTT-THOMAS, J. Resilience attributes of social-ecological systems: Framing metrics for management. *Resources*, **3**: 672-702, 2014.
- KREMEN, Claire; ILES, Alastair; BACON, Christopher. Diversified farming systems: an agroecological, systems-based alternative to modern industrial agriculture. *Ecology and Society*, **17**(4): 44-63, 2012.
- LARRERE, Catherine. Two Philosophies of the Environmental Crisis. Pp. 141-149, *in*: BERGANDI, Donato. *The Structural Links Between Ecology, Evolution, and Ethics: The Virtuous Epistemic Circle*. Dordrecht: Springer, 2013.
- LATOUR, Bruno. *Politiques de la nature: comment faire entrer les sciences en démocratie*. Paris: Editions La Decouverte, 1999.

- MA – Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis*. Washington: World Resources Institute, 2005.
- McLAUGHLIN, Peter. *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- \_\_\_\_\_. Functions and Norms. Pp. 93-102, in: KROHS, Ulrich; KROES, Peter (eds.). *Functions in Biological and Artificial Worlds: Comparative Philosophical Perspectives*. Cambridge, MA: MIT Press, 2009.
- MILLIKAN, Ruth Garrett. In Defense of Proper Functions. *Philosophy of Science*, **56** (2): 288-302, 1989. Reprinted Pp. 295-312, in: ALLEN, Colin; BEKOFF, Marc; LAUDER, George (orgs.). *Nature's Purposes: Analyses of Function and Design in Biology*. Cambridge, MA: MIT Press, 1998.
- MORENO, Alvaro; MOSSIO, Matteo. *Biological Autonomy: A Philosophical and Theoretical Enquiry*. Dordrecht: Springer, 2015.
- MOSSIO, Matteo; SABORIDO, Cristian; MORENO, Alvaro. An Organizational Account for Biological Functions. *British Journal for the Philosophy of Science*, **60**: 813-841, 2009.
- NAGEL, Ernest. Teleology revisited. *Journal of Philosophy*, **74**: 261-301, 1977. Reprinted Pp. 197-240, in: ALLEN, Colin; BEKOFF, Marc; LAUDER, George (orgs.). *Nature's Purposes: Analyses of Function and Design in Biology*. Cambridge, MA: MIT Press, 1998.
- NEANDER, Karen. Function as Selected Effects: The Conceptual Analysts Defense. *Philosophy of Science*, **58** (2): 168-184, 1991. Reprinted Pp. 313-334, in: ALLEN, Colin; BEKOFF, Marc; LAUDER, George (orgs.). *Nature's Purposes: Analyses of Function and Design in Biology*. Cambridge, MA: MIT Press, 1998.
- NORBERG, Jon; CUMMING, Graeme S. (eds.). *Complexity theory for a sustainable future*. New York: Columbia University Press, 2008.
- NUNES-NETO, Nei; MORENO, Alvaro; EL-HANI, Charbel. Function in ecology: an organizational approach. *Biology and Philosophy*, **29** (1): 123-141, 2014.
- NUNES-NETO, Nei. The Environmental Crisis as a Good Case for an Intellectual and Practical Integration Between Philosophy and Science. Book review of BERGANDI, Donato. The Structural

- Links Between Ecology, Evolution, and Ethics: The Virtuous Epistemic Circle. Dordrecht: Springer, 2013. *Science and Education*, **24**: 1285-1299, 2015.
- NUNES-NETO, Nei; CARMO, Ricardo; EL-HANI, Charbel. Biodiversity and Ecosystem Functioning: an analysis of the functional discourse in contemporary ecology. *Filosofia e História da Biologia*, **11** (2): 289-321, 2016.
- OSTROM, Elinor. A General Framework for Analyzing Sustainability of Social-Ecological Systems. *Science*, **325**: 419, 2009.
- \_\_\_\_\_. Sustainable social-ecological systems: An impossibility? 2007 *Annual Meetings of the American Association for the Advancement of Science*, "Science and Technology for Sustainable Well-Being", 15-19 February 2007, in San Francisco, USA. Available at: <[http://www.mcleland.org/Class\\_reading/Ostrom\\_Sustainable\\_Socio-Economic\\_Systems.pdf](http://www.mcleland.org/Class_reading/Ostrom_Sustainable_Socio-Economic_Systems.pdf)>. Access 01 October 2016.
- PATTEE, Howard. Laws and constraints, symbols and languages. Pp. 248-258, *in*: WADDINGTON, Conrad (ed.). *Towards a theoretical biology: essays*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1972.
- PRICE, Carolyn. Functional Explanations and Natural Norms. *Ratio* (New Series), **7**: 143-160, 1995.
- \_\_\_\_\_. *Functions in Mind: a Theory of Intentional Content*. Oxford: Oxford University Press, 2001.
- SABORIDO, Cristian; MOSSIO Matteo; MORENO, Alvaro. Biological organization and cross-generation functions. *British Journal of Philosophy of Science*, **62**: 583-606, 2011.
- SCHEFFER, Marten; CARPENTER, Stephen R.; DAKOS, Vasilis; VAN NES, Egbert H. Generic indicators of ecological resilience: Inferring the chance of a critical transition. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **46**: 145-167, 2015.
- SCHEWENIUS, Maria; MCPHEARSON, Timon; ELMQVIST, Thomas. Opportunities for increasing resilience and sustainability of urban social-ecological systems: insights from the URBES and the Cities and Biodiversity Outlook Projects. *AMBIO*, **43**: 434-444, 2014.
- SCHLOSSER, Gerhard. Self-re-production and functionality: a systems-theoretical approach to teleological explanation. *Synthese*, **116**: 303-354, 1998.

- SINGER, Peter. *Compêndio de Ética*. Madrid: Alianza Editorial, 2004.
- STEFFEN, Will; CRUTZEN, Paul J.; MCNEILL, John R. The Anthropocene: Are humans now overwhelming the great forces of nature? *AMBIO*, **36**: 614-621, 2007.
- STEFFEN, Will; PERSSON, Åsa; DEUTSCH, Lisa; ZALASIEWICZ, Jan; WILLIAMS, Mark; RICHARDSON, Katherine; CRUMLEY, Carole; CRUTZEN, Paul; FOLKE, Carl; GORDON, Line; MOLINA, Mario; RAMANATHAN, Veerabhadran; ROCKSTRÖM, Johan; SCHEFFER, Marten; SCHELLNHUBER, Hans Joachim; SVEDIN, Uno. The Anthropocene: From Global Change to Planetary Stewardship. *AMBIO*, **40** (7): 739-761, 2011.
- STERN, Marc J.; BAIRD, Timothy. D. Trust ecology and the resilience of natural resource management institutions. *Ecology and Society*, **20**: 14, 2015.
- VELASCO, Horacio. Sustainability: the matter of time horizon and semantic closure. *Ecological Economics*, 167-176, 2008.
- VIANA, Blandina Felipe; COUTINHO, Jeferson Gabriel da Encarnação; GARIBALDI, Lucas Alejandro; GASTAGNINO, Guido Lacerio Bragança; GRAMACHO, Katia Peres; DA SILVA, Fabiana Oliveira. Stingless bees further improve apple pollination and production. *Journal of Pollination Ecology*, **14** (25): 261-269, 2014.
- WARBURTON, Nigel. *Elementos Básicos de Filosofia*. Lisboa: Gradiva / Filosofia Aberta, 2004.
- WRIGHT, Larry. Functions. *Philosophical Review*, **82**: 139-168, 1973.

**Data de submissão:** 01/06/2016

**Aprovado para publicação:** 02/08/2016



# Biodiversity and ecosystem functioning: an analysis of the functional discourse in contemporary ecology

---

Nei de Freitas Nunes-Neto \*

Ricardo Santos do Carmo #

Charbel N. El-Hani <sup>9</sup>

---

**Abstract:** The functional discourse is both ubiquitous and central in contemporary ecology, mainly in the context of the researches about biodiversity and ecosystem functioning, which emerged in the 1990s amidst a growing social recognition of the biodiversity crisis. However, in spite of this strong presence, the functional discourse has not been adequately investigated in ecology and many related fundamental problems remain without clear answers. Starting with this assumption, we performed a conceptual analysis of “function” in studies relating biodiversity to ecosystem properties, which allowed us to identify four salient uses of this concept and to discuss their epistemological assumptions and consequences. These four uses are associated to the entities to which function is ascribed: biodiversity, the items of biodiversity, the ecosystem as a whole, and, finally, the ecosystem as a part embedded in a larger whole.

**Key-words:** function, biodiversity, ecosystem, ontology

---

\* # <sup>9</sup> National Institute of Science and Technology in Interdisciplinary and Transdisciplinary Studies in Ecology and Evolution (INCT IN-TREE).

\* <sup>9</sup> Laboratório de Ensino, Filosofia e História da Biologia (LEFHBio), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. R. Barão do Geremoabo, s/n, Campus Universitário de Ondina, Salvador, Bahia, Brazil, CEP 40170-115. E-mails: nunes-neto@gmail.com, charbel.elhani@gmail.com

# Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe (UFS). Av. Vereador Olímpio Grande, s/n, Campus Universitário Professor Alberto Carvalho, Centro, Itabaiana, Sergipe, Brazil, CEP: 49500-000. E-mail: ricardosancarmo@yahoo.com.br

## Biodiversidade e funcionamento ecossistêmico: uma análise do discurso funcional na ecologia contemporânea

**Resumo:** O discurso funcional é tanto ubíquo quanto central na ecologia contemporânea, principalmente no contexto das pesquisas sobre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico, que surgiram na década de 1990 em meio a um crescente reconhecimento social da crise da biodiversidade. No entanto, apesar desta forte presença, o discurso funcional não foi adequadamente investigado em ecologia e muitos problemas fundamentais relacionados permanecem sem respostas claras. A partir desse pressuposto, foi realizada uma análise conceitual de “função” em estudos que relacionam a biodiversidade às propriedades dos ecossistemas, o que nos permitiu identificar quatro usos mais salientes deste conceito e, também, discutir os seus pressupostos epistemológicos e consequências. Estes quatro usos estão associados às entidades a que a função é atribuída: a biodiversidade, os itens da biodiversidade, o ecossistema como um todo, e, por fim, o ecossistema como uma parte incorporada em um todo maior.

**Palavras-chave:** função, biodiversidade, ecossistema, ontologia

## 1 INTRODUCTION

Ecological science is marked by a great deal of theoretical and philosophical problems, some of which only recently discussed from the viewpoint of history, sociology, and philosophy of science. Some of these problems are linked to the very definition of the domain or general aims of ecology (e.g. Pickett, Kolasa & Jones, 2007), including the central problem of the validity and meaning of the functional language, that is, the descriptions of explanations using function or derivatives, or even, expressions of the teleological semantic domain, such as goal or purpose<sup>1</sup> that pervades this science<sup>2</sup> since its origins in the end of the 19<sup>th</sup> century (McIntosh, 1985, p. 69). In recent years, functional language has become even more central to ecology, in the context of the Biodiversity and Ecosystem Functioning re-

---

<sup>1</sup> For more details about the teleological and functional language in the biological sciences, in the broad sense, see Nunes-Neto & El-Hani, 2009.

<sup>2</sup> As can be known in Jax, 2005; Nunes-Neto & El-Hani, 2006, 2011; Caponi, 2010; Nunes-Neto, Carmo & El-Hani, 2013; Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014; Cooper, El-Hani & Nunes-Neto, 2016; Dussault & Bouchard, 2016.

search program (from now on, BEF). This leads us to an odd situation: while the concept of function is much and even increasingly used in ecology, with different meanings and theoretical or epistemological assumptions, it is rarely the object of analytical efforts that may provide it with theoretical and philosophical consistency.

In order to reach more clarity about this subject one possibility is to follow Kurt Jax's (2005) advice, building a classification system of "function" in ecology:

[...] What is urgently needed is to construct a thorough classification of different types of 'functions' and systems. For such more restricted domains of theory it is much more likely that generalizations will emerge. (Jax, 2005, p. 646)

This is a call for an ontology of ecology, concerning the functional objects and systems that matter for ecological research. Here it is important to say something about the relationship between ontology and epistemology of science. We think that one scheme about the ways that scientists use functional language (which can be, for instance, an epistemological typology) can help in the building of a clear set of phenomena that are studied by the scientists (which, in turn, is an ontology or a metaphysics). That is to say, here we do not aim at approaching the ontology or metaphysics of ecology directly. This decision follows from an important reason. The ontology or metaphysics of a given science is always assumed in dependence of a given epistemology (and, contrariwise, epistemology is also dependent on ontology, in a dialectical relationship). Methodologically, we focus, thus, on how ecologists use the concept of function and consider, then, how this generates some ontological categories (where, for instance, some items are assumed as observable, others as unobservable, yet others as parts or wholes). In sum, our intention is to clarify the ontology of the BEF by clarifying the epistemological uses of function in this research program.

With this background in mind, our goal in this paper is to analyze the uses of the concept of function by the ecologists involved in the BEF through a critical study of the literature. This literature was surveyed by means of a search for scientific papers in the SCOPUS database covering the period from 2002 to 2012, with the following combination of keywords: (Role OR Function\*) AND (Biodiversity



OR Diversity) AND Ecosystem\*. The search resulted in 10,145 papers, from which we selected the 10 most cited papers per year. Among the 10 most cited papers, we then selected those well suited for an examination of the problem of functional language in ecology (for the list of the examined papers, see Table 1 and the marked papers in the list of references). The criteria adopted for this selection were the occurrence of several different uses of function in the paper, or the occurrence of circularities in the definition of function employed (when there was one), or a treatment of function by the authors of the paper as a self-evident concept, requiring no explanation or definition.

**Table 1.** List of the works submitted to the analysis, according to the first author(s) of the work, journal and year. For the complete references, see the reference list in the end of this paper.

Authors	Journal	Year
Doney, S. <i>et al.</i>	<i>Annual Review of Marine Science</i>	2012
Mace, G., Norris, K. & Fitter, A.	<i>Trends in Ecology &amp; Evolution</i>	
Maestre, F. <i>et al.</i>	<i>Science</i>	
Cardinale, B., <i>et al.</i>	<i>American Journal of Botany</i>	2011
Estes, J., <i>et al.</i>	<i>Science</i>	
Gessner, M., <i>et al.</i>	<i>Trends in Ecology &amp; Evolution</i>	2010
Wiens, J., <i>et al.</i>	<i>Ecology Letters</i>	
Cavender-Bares, J. <i>et al.</i>	<i>Ecology Letters</i>	2009
Sutherland, W.J., <i>et al.</i>	<i>Conservation Biology</i>	
Van Der Heijden, M., Bardgett, R. & Van Straalen, N.	<i>Ecology Letters</i>	2008
Cardinale, B. <i>et al.</i>	<i>Proceedings of the National Academy of Sciences – USA</i>	
Duffy, J. <i>et al.</i>	<i>Ecology Letters</i>	2007
Balvanera, P., <i>et al.</i>	<i>Ecology Letters</i>	
Petchey, O. & Gaston, K.	<i>Ecology Letters</i>	
Hughes, T., <i>et al.</i>	<i>Trends in Ecology &amp; Evolution</i>	2006
Tscharntke, T., <i>et al.</i>	<i>Ecology Letters</i>	
Wardle, D., <i>et al.</i>	<i>Science</i>	2005
Sax, D. & Gaines, S.	<i>Trends in Ecology &amp; Evolution</i>	2004
Lavorel, S. & Garnier, E.	<i>Functional Ecology</i>	2003
Torsvik, V. & Ovreas, L.	<i>Current Opinion in Microbiology</i>	

In order to keep clear the focus in the analysis of the literature the following guiding questions were used: (i) Is there any philosophical ground to the uses of function in the examined paper? (ii) What is the item (entity or activity) to which function is ascribed in the paper?

Based on this analysis, we searched for a general taxonomy of the uses of function in the BEF, which resulted in four salient uses. This taxonomy of the uses of function allows us to map the different objects to which function is ascribed in this research program, clarifying also the epistemological presuppositions of each use. As a consequence, it becomes more likely that generalizations regarding the uses of function by practicing ecologists emerge, as suggested by Jax (2005).

The paper is structured as follows. In the next section we will point to some reasons to perform an epistemological work on function in ecology. Then, after it, we offer a general presentation of the functional discourse in ecology and how this discourse reemerged in the BEF. In the sequence, based on the analysis of the scientific literature, we will expose the different uses of the concept of function in the BEF, with a discussion of the epistemological presuppositions assumed in each. After the presentation of our typology we discuss it in relation to other approaches found in the literature. And finally, we will advance our final remarks, pointing to perspectives for future works concerning metatheoretical analyses of the scientific practices of the BEF.

## **2 REASONS TO PERFORM AN EPISTEMOLOGICAL WORK ON FUNCTION IN ECOLOGY**

Before proceeding directly to our object, we need to say some words about the importance of doing an epistemological work on the uses of the concept of function in ecology. Very briefly, we point to three reasons.

First, as we will show below, function is often simply taken for granted by ecologists. This implies that the current scientific debates involving notions such as function or role have problems from the very beginning, because it is not generally clear what each author means by these terms. A straightforward way to contribute to the resolution of some theoretical debates in science is to establish the

meanings of the fundamental concepts as clearly as possible, and the case of functional language in ecology illustrates this. Clearly established meanings for key concepts are important because they allow us to know whether scientific debates are indeed about the same subject, and, particularly in our case, about the same use of the concept of function.

Second, as we have already pointed out elsewhere (Nunes-Neto, Carmo & El-Hani, 2013; Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014) at least one use of the concept of function plays the role of a conceptual bridge between community and ecosystem ecology, in the context of the theoretical integration proposed by the BEF. Then, to shed some light, from an epistemological point of view, on the concept of function in the BEF can contribute to the work of theoretical integration in ecology. This is important, in turn, to achieve good understanding, high predictability, and the building of consistent models (Pickett, Kolasa & Jones, 2007).

Third, there is a relevant link between function and environmental or ecosystem services, which directly points to the implications of the epistemological work to ethical and political issues and the management of natural resources or processes. For instance, Loreau (2010) pointed to one articulation between functions and services (see also De Groot, Wilson & Boumans, 2002):

[...] *services are derived from the normal functioning of ecosystems*, raising the important question of whether impoverished ecosystems may in some way *function* less efficiently than the more species-rich systems from which they are derived, and hence gradually lose their ability to deliver ecosystem services to human societies (Loreau, 2010, p. 51, emphasis added).

Notice that, as Loreau puts it, the services are derived from the “normal functioning of ecosystems”. Therefore, if we have to understand what are the services, the way they can or should be classified, measured and conserved, or even whether or not the jump from function to service is a well justified one from the point of view of environmental ethics (Luck *et al.*, 2012; Jax *et al.*, 2013) we should know beforehand *what function is*. However, function is simply taken for granted by Loreau in his paper, as well as in most of the contemporary ecological literature.

Besides these reasons, we should notice that the lack of clarity concerning central concepts in ecology is not restricted at all to function, but is also important in other closely related concepts, mainly in the BEF, such as “biodiversity” (Oksanen & Pietarinen, 2004) and “ecosystem” (Jax, 2007), both with serious scientific and social implications. Unsurprisingly, the need of conceptual clarity is in general recognized by the very community of ecologists, which has taken advantage of the contributions from the philosophy of science (Pickett, Kolasa & Jones, 2007). As Naeem once suggested,

[...] the history and philosophy of ecology are as important to its development and progress as advances in natural history, technology, mathematics, modeling, experiments, and statistics. (Naeem, 2002, p. 1539)

But, despite this attention to philosophical studies related to ecology, the same is not true with regard to the uses of function in the BEF, which received much less philosophical attention than other problems such as, say, the nature of laws or generalizations in ecological science (Cooper, 1998).

### **3 FUNCTION IN ECOLOGICAL THOUGHT: FROM CLEMENTS TO THE BEF**

In general, functional explanations (explanations that appeal to some notion of biological function, role or goal) or functional ascriptions (statements that ascribe function to some object or activity) are very common in ecology, as we can deduce from a brief analysis of the works of influent scientists, associated to different approaches within this discipline (Frederic Clements, [1916], 2000; Charles Elton, 1927; Eugene Odum, 1988, among others).

One hundred years ago, Clements ([1916], 2000) already used a functional language in his superorganismic perspective on the transformation of the vegetation. For him, the only adequate view of the vegetation was one that treated it as a complex organism (Clements [1916], 2000, p. 35). He advanced a strong analogy between ecological succession and the development of an organism, with functions being performed by the components of the plant community (analogically to organismic functions).

Another ecologist who used functional discourse was Charles Elton (1927) through his notion of functional niche. It was in the Odum brothers' ecosystem approach, however, that the notion of function became more salient in ecology. In the fifth edition of *Fundamentals of Ecology*, one of the classic texts for the ecosystem approach to ecological systems (the first edition was written by the Odum brothers in 1953), Odum & Barrett (2005, p. 2) offer the very definition of the science of ecology in functional terms.

Although these authors are not the only ones that use a functional discourse in the context of ecology, they are representative of different perspectives in this science, some more mainstream, others more marginal or outdated. Anyway, it is implicitly shared by them that the ascription of function to components of ecological systems (say, organisms, the plant community, etc.) is an important part of ecological explanations. Caponi (2010, p. 350) goes even further, holding that the main cognitive goal of ecology is to explain how some processes and regimes of order of the biosphere can be maintained, despite their relatively high improbability. According to him, the functional analyses of ecological systems are performed by ecologists in order to show how a given continuous maintenance of the improbable is kept in these systems, by analyzing the systemic capacities exhibited by them in terms of the causal contributions (the functions) of their component parts.

Despite the relevance of functional discourse since the early days of ecological research and its influential use in ecosystem ecology, it was only around the beginnings of the 1990s that function arose as a much stronger element in ecological discourse. It is worth noticing that in this reappearance the notion of function is detached from a strong organicist thought such as that found in Clements' ideas, for instance. In other words, while for Clements the concept of function was to be understood in a strong analogy with the individual organism, which by the way is a result of a process of design (natural selection), in the new context, this analogy – if present – is much softer or even irrelevant.

More precisely, this recent (re)appearance is closely linked to the notion of biodiversity. Then, in order to clarify the current place of function in ecology we have to examine some problems in the tradi-

tional conception of biodiversity. Traditionally, biodiversity is conceived as variety of species (Magurran, 2004), more precisely, as richness and abundance of species (Hubbel, 2001). These definitions generate, however, some ambiguities and inaccuracies, as discussed in the contemporary literature (Tilman & Lehman, 2002).

For instance, imagine two ecological communities, A and B. While A is composed by three species of bees of the same genus, B is composed by one species of bee, one of an ant and a third one of a spider. Consider, also, that the three species in A and B have the same relative abundances. Then, if we apply the traditional notion of biodiversity as richness and abundance of species, formalized in an index like Shannon's, we will obtain exactly the same value for both communities. But this is a very counterintuitive conclusion, since in their dynamics the communities are indeed very different. On the one hand, community A is composed by functionally equivalent species, that is, different species performing one and the same function. On the other hand, community B includes species that are not functionally equivalent and, therefore, can present a larger variety of functions compared to A.

These diverging features in the composition and biodiversity of the two communities can result in very different performances of the ecological systems at stake. Thus, we can say, following Tilman & Lehman (2002) among others, that a concept of biodiversity as richness and abundance of species as well as the application of an index such as Shannon's – compatible with that definition – result in an ambiguity concerning the understanding of the ecological dynamics or operation of the ecosystem. In other words, the physical conception and measure of biodiversity (richness and abundance of species, mathematically measured in Shannon's index, for instance) is ambiguous to provide per se a good, sophisticated, and adequate understanding of the ecological *explanandum* (that is, the fact to the explained). The mere counting of species and relative abundances, and the application of an index that measures a physical variable (entropy) taken as a proxy for biodiversity, cannot adequately grasp the degree of differences among the species, as well as the organization of the ecological systems (conceived as the way that parts interact within them and the resulting order at the level of the whole). In order to

properly understand what is happening in the ecological systems at stake we need an ecological discourse which employs a functional conception or point of view on these systems. The traditional, narrow conception of biodiversity (and the measures derived from it) neglects the existence and relevance of functions (Naeem, 2002). That is, it neglects the activities or roles performed by the species in the ecosystems of which they are part and, as a consequence, also their contributions to some properties of the ecosystems, such as decomposition of organic matter and primary productivity.

We are not claiming, however, that the definition of biodiversity as richness and abundance of species is not useful at all. Despite all the problems presented by it, it is still a very operational concept. We should not stop using it in our efforts to describe, understand, and protect ecological systems. Rather, the point is that this concept is not enough if we want to understand in a deeper way the dynamics and organization of the ecological systems. In sum, it is necessary to broaden the repertoire of definitions and measures of biodiversity, and functional discourse plays an important role in this broadening of our conceptions of biodiversity.

Around the beginnings of the 1990s, the limitations of the conception of biodiversity as richness and abundance of species showed the need of a more systemic and dynamic approach for a proper understanding of ecological systems. This approach was taken as a way to better account for the complexity of ecological systems, as a requisite, among other things, to build more precise and consistent conservation strategies. The BEF then emerged as an answer to this double challenge, in both scientific and practical sides (Naeem, 2002; Loreau, 2010).

As part of its scientific agenda, the BEF explicitly seeks to integrate ecosystem ecology to community ecology. These two ecological fields have been historically separated – in methods, terminology, and ontology (Pickett, Kolasa & Jones, 2007; Loreau, 2010; Nunes-Neto, Carmo & El-Hani 2013; Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014) – and are conceived in the BEF, instead, as parts of an integral and integrated science of ecology. Both traditions deal with central questions for the understanding of ecological systems, but which were approached by theories and models in isolation until very recently.

On the one hand, community ecology has studied the biological interactions, and the biodiversity and distribution of organisms in space and time. On the other, ecosystem ecology has studied the flows of matter and energy in ecological systems, typically representing organisms as black boxes in the modeling (Naeem, 2002, p. 1547). This large integration in ecological science is only at the beginnings, as pointed out by Loreau (2010, p. 55). Not surprisingly, as any great synthesis in science, decades, not years, are necessary in order to build strongly integrated knowledge (see, for instance, the time for building the synthetic theory of evolution from around the 1920s to the 1950s; see Mayr & Provine, 1980).

In this integration between two major ecological fields the concept of function has a fundamental role to play, although this is not adequately acknowledged in the present day (an exception is in Petchey & Gaston, 2006, pp. 750-752). At least one use of the term “function” plays the role of a conceptual bridge in the BEF. More precisely, the ascription of function to the biodiversity or to its components (such as the traits, populations, functional groups, etc.) aims at explaining the maintenance of ecosystem properties (nutrient cycling, primary productivity, resistance to invasions, etc.). To put it differently (see, for example, Loreau, 2010; Mace, Norris & Fitter, 2012), the BEF recognizes that there is some functional action of the objects of community ecology (biodiversity or its components) on the object of ecosystem ecology (the flow of matter and energy). As Petchey and Gaston (2006) put it:

[...] functional diversity is a link between species traits [community ecology] and ecosystem processes [ecosystem ecology], including evenness in its measurement forces an assumption about the relative importance for ecosystem processes of variation in traits among species and variation in their abundances. (Petchey & Gaston, 2006, p. 750)

#### **4 IN THE BEF FUNCTION IS SAID IN FOUR WAYS**

In the BEF function can be said in four ways. And this is common even inside one given paper. That is to say, the papers in the BEF literature cannot be clearly split up in different categories of uses



of function. On the contrary, the uses of function discussed below typically overlap within a single work.

We can now mobilize the guiding questions presented in the introduction. The answer to the first guiding question (Is there any philosophical ground to the uses of function in the examined paper?) which emerged from the analysis of the papers is that none of them presents a philosophical ground to the uses of function. By philosophical ground here, we mean the elaboration around or even some reference or mention to the debates on theories of function from philosophy of biology. More precisely, we have in mind three large and influential theoretical landmarks in the field: the etiological theories (Wright, 1973; Godfrey-Smith, 1993); the systemic theories (Cummins, 1975; Craver, 2001) and the organizational theories (Colliner, 2000; Mossio, Saborido & Moreno, 2009)<sup>3</sup>. In sum, all the papers simply take the concept of function for granted, although some define it in connection to other concepts such as biodiversity (this is the case of Petchey & Gaston, 2006, for instance) or ecosystem (see, for instance, Sax & Gaines, 2003).

By its turn, the second guiding question (What is the item - entity or activity - to which function is ascribed in the paper?) was more crucial to our study, because it allowed us to map the different uses in the literature. In what follows we present our typology, emphasizing the second question; and in the sequence, we compare it with the typologies proposed by Jax (2005) and De Groot, Wilson & Boumans (2002). For a graphic scheme, see Figure 1, and for some direct examples, see Table 2.

#### **4.1 The function of biodiversity: function of an unobservable entity**

To consider biodiversity as a functional entity is linked to one of the central features of the BEF: this research program conceives biodiversity as a causal agent in the ecosystem, differently from the tradi-

---

<sup>3</sup> In other works we have elaborated a more detailed analysis of the topic from the point of view of philosophy of biology (Cooper, El-Hani & Nunes-Neto, 2016). In particular, we have developed an organizational approach to ecological functions (Nunes-Neto, Moreno & El-Hani, 2014).

tional knowledge in community ecology. For instance, for Mace, Norris & Fitter (2012, p. 22), “the biological composition of ecosystems, measured as biodiversity, has a key role in ecosystem service delivery”. Very often, the ascription of function to biodiversity is linked, then, to the delivery of services. In this context it is important to make a distinction between the BEF (Biodiversity and Ecosystem Functioning) and the BES (Biodiversity and Ecosystem Services) approaches, as put forward by Cardinale *et al.* (2012). While the BEF is a body of knowledge interested in the understanding of how biodiversity or its components affect ecosystem processes, the BES is more focused on the provisioning and regulating services of ecosystems (Cardinale *et al.*, 2012, p. 59). Both areas use functional language, but in different contexts. This distinction helps systematizing the different domains for the uses of function (see Figure 1).

In connection with this use of function it is important to elaborate more on the ontological nature of biodiversity. First of all, we should highlight an important point: since biodiversity implies, generally speaking, variety, and also, since variety is not something observable, but only inferred (from the observation of entities or processes that vary), then, we can deduce, it cannot be an object of functional ascription in an ecological context.

We can mathematically capture variety in ecological systems, as an inferred property, through indexes such as Shannon’s. The possibility that two very different ecological communities – in composition and functional aspects – show the same value for biodiversity as indicated by the Shannon’s index helps supporting the idea that variety cannot be functional in the same way as the variants can. Variety is measured in numbers, and we cannot ascribe function to such entities, unless they are embedded in a sociocultural domain. This does not mean, however, that mathematical entities such as numbers show no functional roles at all, but only that the kind of function performed by such entities is not the same kind of function that interests ecologists in their work to understand ecological phenomena. Mathematical entities present functions in the context of the sociocultural human world, not in the natural world *per se*.

At the same time, notice that this indicates that biodiversity can have functions, but from another perspective. Although it cannot play functional roles in the ecological world – as an inferred, theoretical entity (for instance, Almeida & El-Hani, 2006, p. 35) – it has relevant functions in the sociocultural domain of human practices. It performs important functions, for instance, in the education of new biologists, in the education of children about environmental issues, and in the management of environmental resources, through the strategy of environmental services, for instance (Mace, Norris & Fitter, 2012). This means that biodiversity can only emerge as a legitimate object of functional ascription as an idea, what really captures the original intentions behind this concept: in 1986 when Walter Rosen coined the word “biodiversity” during the organization of a scientific and political meeting in Washington, DC, biodiversity came to the fore as a social construction, even though intended to refer to some natural phenomena by the participants (Takacs, 1996, pp. 38-39). Moreover, it emerged with a very relevant role to play in the conservation and management of resources in a world in crisis.

In order to avoid mistakes in the ascription of function to biodiversity, it is always necessary to be clear about what is the system which provides the context to the performance of the function. After all, while biodiversity is a concept to which one can ascribe a functional role in a sociocultural context, in an ecological context to ascribe function to biodiversity implies to assume that unobservable entities, which are only inferred, can have a functional action on ecosystem properties. Since ecologists usually assume that functional action is a concrete feature of ecological systems, then the functional entity should also be concrete, observable in those systems. But it is very odd to assume that biodiversity can be such a concrete entity. It is rather a theoretical entity, the reification of which is extremely problematic in both scientific and epistemological terms. It is true that in the context of ecological research biodiversity has been often reified, transformed in a material thing, a substance, but this can be regarded as a mistake of the scientific practice, an example, in ecology, of the epistemological obstacle of substantialization (Bachelard [1938], 1996).

## 4.2 The function of the items of biodiversity: observable entities as the objects of functional ascription

In the context of strictly ecological explanations, a legitimate locus of the functional ascriptions seems to be, very often, what we have called the items of biodiversity<sup>4</sup>, the entities or activities which can be biodiverse (traits, organisms, populations, guilds, functional groups, etc.). They are assumed, thus, as functional agents in an ecosystem context.

More traditionally, only species have been treated as items of biodiversity in ecology. But, since around the end of the 1980s, following the Convention on Biological Diversity (UN, 1992) and the efforts of the BEF to overcome limitations of the traditional notion of biodiversity, more items came to be considered as components of the biodiversity, resulting in a pluralism. This pluralism does not entail a denial of species as items of biodiversity, but, instead, the building of a wider perspective, encompassing more entities or activities than species only.

Indeed, species continue to be important items of biodiversity, as we can see in Gessner *et al.* (2010, p. 378): “diversity effects can only arise when species differ in their functional characteristics relevant to the studied process”. But we also find in these same authors a strong emphasis on functional effect traits, that is, phenotypic features of organisms that have implications for ecosystem processes such as decomposition (e.g. feeding preference, consumption rate, mouth

---

<sup>4</sup> In the context of an organizational approach of ecological functions, proposed by Nunes-Neto, Moreno & El-Hani (2014, p. 132), we have defined the expression item of biodiversity as referring to “morphological or physiological traits, organisms, populations, species and functional groups”. The reference is not only to species composition, but is wider, reaching entities or activities which are considered biodiverse, in contemporary ecology, especially BEF (Naeem 2002; for a more detailed analysis see Nunes-Neto, Carmo & El-Hani, 2013). Moreover, following Cooper and colleagues (2016), it is interesting to highlight that the abstract concept of item of biodiversity can be conceived as intrinsically hierarchical and scale-free (just as the ecosystem concept), which allows a heuristically powerful flexibility in the building of hierarchical sets by biodiversity scientists (with a community composing an organism, for instance). Significantly, this is in accordance with Allen & Hoekstra’s hierarchy theory ([1992], 2015).

part morphology, enzymatic capabilities, litter quality parameters such as C:N ratio) (*ibid.*, p. 372).

Guilds or functional groups also appear as relevant objects of functional ascription in the BEF:

The concomitant quantitative and comparative analyses of expressed rRNA genes and genes for key enzymes in relation to environmental factors can be used to obtain information about the phylogeny and ecology of *functional bacterial groups* responsible for processes like denitrification, nitrification and methane oxidation. (Torsvik & Ovreas, 2002, p. 241, emphasis added).

And, finally, even genes are mentioned as objects of functional ascription in the BEF:

Thus, to link microbial diversity to ecosystem function it is necessary to focus on functional traits and *functional genes* that are important for biogeochemical processes. (Van der Heijden, Bardgett & Van Straalen, 2008, p. 307, emphasis added)

Notice that function is ascribed here also to the ecosystem, pointing to a different use of the concept, and to two items of biodiversity (traits and genes).

The scope of the concept of items of biodiversity seems to be an open issue in contemporary ecology. In order to define this scope, it is necessary to explicitly take into account several factors: (i) what is the phenomena to be explained in the particular ecological context (e.g. the dynamics of the ecosystem? the occurrence, interactions or distribution of the items of biodiversity?); (ii) the particular biome under study and its geological, chemical, and physical boundary conditions (e.g. tropical megadiverse environments? Species-poor environments, such as tundras? Environments with high functional redundancy?); (iii) the pragmatic interests of the researchers at stake (e.g. explanation? Prediction? Model building? Intervention?). We think that these are only some factors to be addressed in the definition of the scope of the items of biodiversity.

### 4.3 Ecosystem Function/Functioning: the functions of the ecosystems as parts or the dynamics of the ecosystem as a whole?

The concept of function in the BEF is also directly linked to the ecosystem concept, which is found in the very label given to the research program (Biodiversity and Ecosystem Function / Functioning). Perhaps for this latter reason, this is a very widespread and common use. It requires, however, an important distinction. As correctly noticed by De Groot, Wilson & Boumans, there is some ambiguity in the literature concerning the understanding of what are “ecosystem functions”:

In the ecological literature, the term “ecosystem function” has been subject to various, and sometimes contradictory, interpretations. Sometimes the concept is used to describe the internal functioning of the ecosystem (e.g. maintenance of energy fluxes, nutrient (re)cycling, food-web interactions), and sometimes it relates to the benefits derived by humans from the properties and processes of ecosystems (e.g. food production and waste treatment). (De Groot, Wilson & Boumans, 2002, p. 394)<sup>5</sup>

We propose that these two ways of understanding the expression “ecosystem function/functioning” are connected to different hierarchical levels in which the ecosystem can be located. For this reason, in what follows, we suggest to separate these two uses.

#### 4.3.1 *It is better to avoid talking about function when referring to the ecosystem as a whole*

The use of “ecosystem functioning” and some uses of “ecosystem functions” presuppose a hierarchical perspective on the ecosystem seen as a whole composed of parts. For instance, Naeem proposed that,

[...] physical and chemical conditions of the environment are increasingly recognized as driven, at least in part, by ecosystem function (e.g. nutrient cycling and energy flow). (Naeem, 2002, p. 1539)

---

<sup>5</sup> See also Jax, 2005, p. 644 and Fisher, Turner & Morling, 2009, p. 645.

When he exemplifies ecosystem function by referring to nutrient cycling and energy flow, Naeem makes it clear that he is not talking about some activity of the biota or the organisms in separate, as parts of the ecosystem, but rather about processes at the ecosystem level of organization. Another example is provided by Petchey & Gaston:

Dominance of ecological processes, such as character displacement, environmental filtering, and assembly rules [...] would lead to a weaker impact of phylogeny on community structure and *ecosystem functioning*. (Petchey & Gaston, 2006, p. 754, emphasis added)

From our point of view, in these cases, it is more adequate to talk about ecosystem dynamics, performance or operation, instead of ecosystem function/functioning, in order to avoid the conflation with the other use of function associated to the ecosystem, discussed in the following subsection.

#### **4.3.2 *The ecosystem as part: function of the ecosystem within larger wholes***

In the second use of “ecosystem functions”, ecosystems are assumed to be functional parts within larger wholes. Mace, Norris & Fitter offer a good example in their definition of ecosystem service:

Ecosystem service: an activity or *function of an ecosystem that provides benefit (or occasionally disbenefit) to humans* [...] (Mace, Norris & Fitter, 2012, p. 19, emphasis added)

Here the authors ascribe function to the ecosystem – through the direct reference to its services – in the context of a larger system, the human socioeconomic system. Of course it could be argued that, at the scale of the biosphere, the human systems are parts of a natural system (the Earth as a whole). This is correct, but at a more local scale it is perfectly possible to assume that ecosystems are nested parts within a socioeconomic system. For instance, the ecosystems in the Brazilian Atlantic rain forest can be seen as component parts of the entire Brazilian socioeconomic system, although, of course, the whole global ecosystem cannot be contained by the Brazilian socioeconomic system. In sum, this particular use of function seems to be a legitimate one.

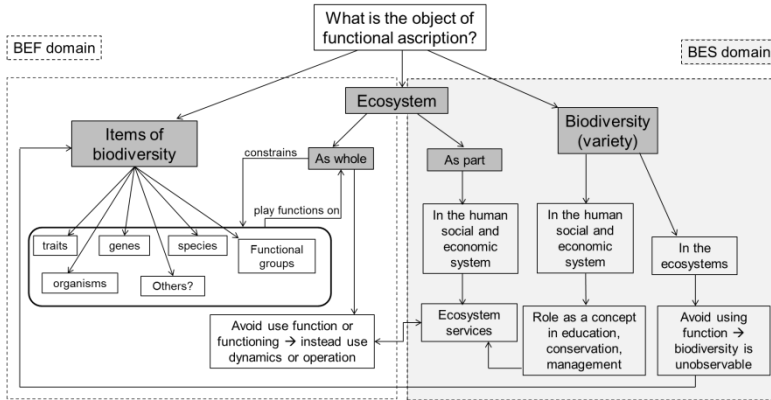
In this context, it is important to make a reference for a general analysis made by Cummins (1975), who argues that function is the

contribution of a part to some capacity of a whole which contains it. In these terms, there is no sense in ascribing function to an uncontained system: we always ascribe function to some entity or process which is contained within a larger whole, in order to understand the performance or dynamics of that whole. It is important to notice that, although clearly pointed by Cummins (1975), this consideration is not limited to his approach to function. Rather, it is shared by the three chief approaches to function in current philosophy of biology, the etiological, systemic and organizational. Generally speaking, to ascribe function is only meaningful if we are considering a relationship between the item of functional ascription and some whole (or some aspect of some whole), which contains the item. This can be the evolutionary lineage which contains and engenders the very item of functional ascription, for the etiological approaches (Wright, 1973); a complex capacity of the containing system, for the systemic approaches (Cummins, 1975); or the organization of the system, according to the organizational approaches (Mossio, Saborido & Moreno, 2009).

Anyway, if we assume this view about the meaningfulness of function ascriptions shared by the three chief approaches to function in philosophy of biology, we will see why to ascribe function to the ecosystem within a larger context is a legitimate use of function. At the same time we will see why it is misguided to ascribe function to the ecosystem seen as a whole. Of course, part-whole relationship is always relative, not absolute. Something is a whole or a part depending on the context into which it is embedded. But this context-dependency of the part-whole relationship is not always noticed and made explicit in the scientific discourse of the BEF, particularly concerning the ecosystem as an object of functional ascription.

In sum, it is important to notice that the concept of function cannot be legitimately used unless one specifies a containing system for the entities or activities to which one ascribes a function. Normally, ecosystem functions are thought in the context of socioeconomic systems and are mobilized in the discourse about environmental or ecosystem services. For this reason, this legitimate use of ecosystem functions is more adequate within the framework of the BES, and not so much within the BEF (see Figure 1).





**Fig. 1.** Scheme for the uses of function in the BEF, according to the objects of functional ascriptions, which are represented by the darker boxes. This scheme is intended to apply to the uses of function in the BEF (Biodiversity and Ecosystem Function) and BES (Biodiversity and Ecosystem Services) approaches. The distinction between BEF and BES is due to Cardinale *et al.* (2012) and is adequate for systematizing the two larger domains, for uses of function, based on our analysis.

## 5 COMPARISON WITH OTHER TYPOLOGIES OF FUNCTION IN THE LITERATURE

Now it is time to compare our analysis to those put forward by De Groot, Wilson & Boumans (2002) and Jax (2005), who made important efforts for systematizing the uses of the concept of function in current ecology and ecological economics.

Let us begin with De Groot, Wilson & Boumans (2002), to whom ecosystem functions can be grouped in four categories, very briefly described as follows: (i) regulation functions: linked to the capacity of the natural and semi-natural ecosystems to regulate essential ecological processes; (ii) habitat functions: linked to the capacity of natural systems to offer refuge and reproductive conditions to plants and animals; (iii) production functions: linked mainly to primary productivity by autotrophs; and finally (iv) information functions: linked to human health, spiritual enrichment, aesthetic experience and education, for instance.

Although these authors provided a useful and influential taxonomy of ecosystem functions (which conceives ecosystems as functional parts of larger wholes), they did not provide such a classification for the broader category of ecological functions in general. This is perfectly understandable, since they speak from the field of ecological economics, where the functions that matter are primarily those performed by the ecosystems within socioeconomic contexts. But in this manner all the discussion is limited to only one item of functional ascription, the ecosystem. To put it differently, De Groot, Wilson & Boumans (2002) offer a contribution that is more suitable to the BES (and, hence, seems particularly relevant to the economic and social sciences) than to the BEF perspective (that is to say, more specifically in the context of the ecological sciences).

Jax's (2005) analysis, in turn, is more relevant for the ecological uses of the concept within the BEF and encompasses more items of functional ascription. According to him, there are four meanings of function in ecology:

[i] Function refers, in a descriptive sense, to processes and the causal relations that give rise to them, [ii] to the role of organisms within an ecological system, [iii] to the overall processes that sustain an ecological system (which together determine its “functioning”) and finally [iv] to the services a system provides for humans or other organisms. (Jax, 2005, p. 646)

The first meaning is not easy to understand, at least as expressed in Jax's words. Anyway, it seems better to avoid ascribing such a meaning to function, since what seems to be at stake in this case is simply a relationship, an interaction.

The second meaning, in turn, is associated with our second use of function (function of the items of biodiversity). However, our category is broader in the sense that it includes not only organisms as possible items of functional ascription, but also other entities, such as genes, traits, and functional groups. We must remember that in the BEF – which is, by the way, taken by Jax to illustrate his scheme of classification – the items of biodiversity do not encompass only organisms or species, as traditional community ecology used to conceive, but also those other entities. As a consequence, if we want to adequately capture the uses of function in the BEF we cannot limit

ourselves to organisms or species as items of biodiversity, as Jax does. It seems necessary to adopt a broader perspective, as we assume here.

Jax's third meaning is associated with our third use of function, that is, ecosystem function/functioning, which, for us, is an inadequate use of function unless we are talking about ecosystems as components of larger, containing systems, such as human socioeconomic systems. If we are talking about ecosystems themselves as containing entities, it seems more adequate to replace function by performance, dynamics or operation. Jax seems to agree with this latter point (Jax, 2005, pp. 642-644).

Finally, Jax's fourth use of function can be associated with our fourth use, that is, the function of ecosystems within larger wholes, which is more suitable to the BES, as already noticed. This is a legitimate use of function and, generally speaking, we agree with the formulation of this category in Jax's typology. However, it seems important to build a broader image of the possible systems inside which an ecosystem can be functional. Jax (2005) and, also, De Groot, Wilson & Boumans (2002) assume that the functions of ecosystems within larger wholes should be qualified as services. Although this identity between function and service is common in this particular use, it is possible (and perhaps even interesting) to conceive that an ecosystem can have a function also within an ecological (and not human) context; for instance, a function within a landscape, a biome, a larger ecosystem (since ecosystem is a scale-free concept). Again, a crucial point here is to be precise about the hierarchical context into which function is ascribed to the ecosystem, that is, we should be clear about the containing systems of which the ecosystem is taken to be a part.

Moreover, Jax's analysis does not capture the ascriptions of function to biodiversity, the first use in our typology. Although not legitimate in a strictly ecological context – according to our analysis – since the term biodiversity refers to an unobservable, this is an important use in sociocultural and socioeconomic contexts, as already noticed.

Perhaps because Jax's classification does not take into account epistemological landmarks about functional and teleological explanations (such as the long debate about function; see Wouters, 2005); it

does not capture many important epistemological assumptions linked to each use or meaning of function. Our typology, in turn, considers basic philosophical differences among the uses. For instance, it answers clearly to the following basic questions, all directly linked to the guiding question (ii), above: what is the item (entity or activity) of functional ascription?; Is the item of functional ascription an observable or unobservable?; Is the item of functional ascription seen as part or whole, in the particular functional ascription at stake?

**Table 2.** Some examples of functional discourse in the examined papers. The statements or expressions with a functional discourse are highlighted.

Function of biodiversity	Function of items of biodiversity	Function of Ecosystem as part	Ecosystem Function/ Functioning (as whole)
The decline of biodiversity may affect ecosystem functioning and yield [...], although the <i>functional role of biodiversity</i> is little known [...] (Tscharrntke <i>et al.</i> , 2005, p. 859, emphasis added)	Combined comparative analyses of core house-keeping genes like rDNA and <i>functional genes</i> may provide information on both phylogenetic diversity and the potential <i>functional diversity of microbial communities</i> . (Torsvik & Ovreas, 2002, p. 241, emphasis added)	Nonetheless, as the <i>benefits of ecosystem function to humans become more apparent</i> [...] and as we come to appreciate the complex, often indirect ecological effects of our activities, the conservation spotlight has shifted away from individual species (Sutherland <i>et al.</i> , 2009, p. 564, emphasis added)	<i>Ecosystem functioning is the end result</i> of the operation of multiple environmental filters in a hierarchy of scales which, by selecting individuals with appropriate responses, result in assemblages with varying trait composition (Lavorel & Garnier, 2002, p. 545, emphasis added)

<p>Here, we have stressed scale issues and the <i>functional roles of biodiversity</i> for discerning crucial components of marine resilience. (Hughes <i>et al.</i>, 2005, p. 384, emphasis added)</p>	<p>Fertile soils also support soil food webs in which the <i>bacteria-based energy channel, microfauna (nematodes and protozoa), and earthworms play an important role</i> in nutrient cycling, whereas infertile soils tend to support food webs dominated by fungi and arthropods [...]. (Wardle <i>et al.</i>, 2004, p. 1631, emphasis added)</p>	<p>[...] biodiversity does indeed regulate several processes that are essential to the functioning of <i>ecosystems</i> and that many of <i>these functions are important for humanity</i> (Cardinale <i>et al.</i>, 2011, p. 589, emphasis added)</p>	<p>Nowhere has this view been more apparent than in the recent body of research addressing the ‘diversity–ecosystem function’ debate. The premise for most of this work has been to examine the consequences of declines in diversity on <i>ecosystem functioning</i>. (Sax &amp; Gaines, 2003, p. 561, emphasis added)</p>
<p><i>The role of biodiversity</i> in buffering environmental variation and thus providing consistent service delivery has received extensive theoretical treatment (Balvanera <i>et al.</i>, 2006, pp. 1154-1155, emphasis added)</p>	<p>A consequence of this definition, one that pervades this review, is that measuring functional diversity is about measuring functional trait diversity, where <i>functional traits are components of an organism’s phenotype that influence ecosystem level processes</i>. (Petchey &amp; Gaston 2006, p. 742, emphasis added)</p>	<p>The aggregate effect of these interactions constitutes <i>ecosystem function (e.g., nutrient cycling, primary and secondary productivity), through which ocean and coastal ecosystems provide the wealth of free natural benefits that society depends upon [...]</i> (Doney <i>et al.</i>, 2012, p. 12, emphasis added)</p>	<p>The vast majority of empirical tests of whether functional diversity informs about <i>ecosystem level functioning</i> use an <i>a priori</i> functional classification to produce functional groups. (Petchey &amp; Gaston, 2006, p. 750-751, emphasis added)</p>

These are relevant questions for several reasons: to establish the item to which function is ascribed is a crucial point in each and every ascription of function, as stressed, for instance, by Wright (1973); to clarify the metaphysical nature of the item of functional ascription can show misuses of the concept of function, as we argued above in relation to the ascription of function to biodiversity; and to make explicit the hierarchical position of the item avoids ambiguities in the use of functional language, as we have shown in the case of functional ascription to ecosystems.

Jax's (2005) work indeed brought important insights to a theoretical or philosophical reflection about function in ecology. As he himself noticed:

Distinguishing these meanings can increase the usefulness of terms and make the different lines of research, e.g. on biodiversity and ecosystem functioning much clearer. To bring science forward we need both a precision of data and a precision of concepts and theories. (Jax, 2005, p. 646)

Based on this backdrop, we believe, that our typology is a contribution – alongside De Groot's and Jax's – towards an ontology of ecology, concerning function.

## 6 FINAL REMARKS

As we discussed in this paper, in the BEF, function is commonly said in four salient ways: function of biodiversity, function of the items of biodiversity, ecosystem function/functioning (even though in this case we argue that the reference to function should be avoided), and function of ecosystems within larger wholes. Any of the proposed uses of function has each its own epistemological commitments. Even though this paper walks some steps towards the clarification of these commitments, more work on the history, sociology and epistemology of ecology is necessary to build a richer and more complete image of the uses of function in the BEF and, generally speaking, in ecology as a whole.

An important contribution highlighted here is the distinction between the BEF and the BES research programs (Cardinale *et al.*, 2012), because it allows us to map in a more consistent manner the

different objects of functional ascription. Although our focus here fell on the BEF, more metatheoretical work on the uses of function in the BES needs to be done.

Generally speaking, a philosophical point of view on the objects of ecology helps in showing the importance of establishing consensus over terms, concepts, and scopes involved in the construction of theories and models in a scientific field. In this manner, philosophy can contribute to the construction of a consistent ontology for ecology, to be reached through collective works, such as those developed by Schwarz and Jax (2011). As Thomas Kuhn ([1962], 1996) and many others after him showed, scientific consensus and progress under one paradigm is only possible when the scientists working inside a scientific community accept all the same basic concepts and vocabulary, among other features. Ecology, in general, and the BEF, in particular, could benefit from efforts to generate a more consistent conceptual framework. Loreau (2010) expressed well the prospects of the BEF to integrate older traditions of ecology, such as community and ecosystem ecology, into a unified and stronger trend of research, building general consensus in spite of the divergences among the participants. Although the BEF has already reached an impressive consensus, in order to build a more unified field or a Kuhnian paradigm for ecology, much work has to be done for building a consistent ontology for this science. In the avenue towards this ontology, function is one of the concepts that require more discussion and clarification. And given the variety of uses of function, this will entail the construction of typologies such as the one presented in this paper, which should discuss also the epistemological assumptions of the functional discourse.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

Nei de Freitas Nunes-Neto thanks to CNPq (National Council for Scientific and Technological Development, Ministry of Science and Technology, Brazil) for the post-doctoral research Grant number 201618/2014-1. Charbel N. El-Hani is indebted to CNPq for the research support through Grant number 301259/2010-0. All authors thank to CNPq and FAPESB (State of Bahia Foundation for the Support of Research) for the funding of project no. PNX0016\_2009.

## REFERENCES

- ALMEIDA, Ana Maria; EL-HANI, Charbel Niño. A atribuição de função à biodiversidade segundo a visão do ‘papel causal’: uma análise epistemológica do discurso ecológico das últimas duas décadas. *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 21-39, 2006.
- BACHELARD, Gaston. *A Formação do Espírito Científico: contribuição para uma psicanálise do conhecimento* [1938]. Rio de Janeiro: Contraponto, 1996.
- BALVANERA, Patricia; PFISTERER, Andrea B.; BUCHMANN, Nina; HE, Jing-Shen; NAKASHIZUKA, Tohru; RAFFAELLI, David; SCHMID, Bernhard. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, **9**: 1146–1156, 2006.
- CAPONI, Gustavo. La ciencia de lo sustentable: razón de ser del discurso funcional en ecología. *Principia*, **14**: 349–373, 2010.
- CARDINALE, Bradley J.; MATULICH, Kristin L.; HOOPER, David U.; BYRNES, Jarrett E.; DUFFY, Emmett; GAMFELD'T, Lars; BALVANERA, Patricia; O'CONNOR, Mary I.; GONZALEZ, Andrew. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, **98**: 572–592, 2011.
- CARDINALE, Bradley J.; DUFFY, J. Emmett; GONZALEZ, Andrew; HOOPER, David U.; PERRINGS, Charles; VENAIL, Patrick; NARWANI, Anita; MACE, Georgina M.; TILMAN, David; WARDLE, David A.; KINZIG, Ann P.; DAILY, Gretchen C.; LOREAU, Michel; GRACE, James B.; LARIGAUDERIE, Anne; SRIVASTAVA, Diane S.; NAEEM, Shahid. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**: 59–67, 2012.
- CAVENDER-BARES, Jeannine; KOZAK, Kenneth H.; FINE, Paul V.; KEMBEL, Steven W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**: 693–715, 2009.
- CLEMENTS, Frederic. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation [1916]. Pp. 35-41, in: KELLER, D. R. and GOLLEY, F. B. (eds.) *The philosophy of ecology: from science to synthesis*. Athens: University of Georgia Press, 2000.
- COLLIER, John. Autonomy and process closure as the basis for functionality. *Annals of the New York Academy of Science*, **901**: 280-290, 2000.



- COOPER, Gregory. Generalizations in ecology: A philosophical taxonomy. *Biology and Philosophy*, **13**: 555–586, 1998.
- COOPER, Gregory J.; EL-HANI, Charbel N.; NUNES-NETO, Nei F. Three approaches to the teleological and normative aspects of ecological functions. Pp. 103-122, *in*: ELDREDGE, N.; PIEVANI, T.; SERRELLI, E.; TEMKIN, I. (Eds.). *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*. Chicago: University of Chicago Press, 2016.
- CUMMINS, Roberts. Functional Analysis. *Journal of Philosophy*, **72**: 741–765, 1975.
- DE GROOT, Rudolph; WILSON, Matthew A.; BOUMANS, Roel. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, **41**: 393-408, 2002.
- DONEY, Scott C.; RUCKELSHAUS, Mary; DUFFY, J. Emmett; BARRY, James P.; CHAN, Francis; ENGLISH, Chad A.; GALINDO, Heather M.; GREBMEIER, Jacqueline M.; HOLLOWED, Anne B.; KNOWLTON, Nancy; POLOVINA, Jeffrey; RABALAIS, Nancy N.; SYDEMAN, William J.; TALLEY, Lynne D. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, **4**: 11–37, 2012.
- DUFFY, J. Emmett; CARDINALE, Bradley J.; FRANCE, Kristin E.; MCINTYRE, Peter B.; THÉBAULT, Elisa; LOREAU, Michel. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, **10**: 522–538, 2007.
- DUSSAULT, Antoine; BOUCHARD, Frédéric. A persistence enhancing propensity account of Ecological Function for understanding Ecosystem Evolution. *Synthese*: 1-31, 2016.
- ELTON, Charles. *Animal Ecology*. London: Macmillan, 1927.
- ESTES, James A.; TERBORGH, John; BRASHARES, Justin S.; POWER, Mary E.; BERGER, Joel; BOND, William J.; CARPENTER, Stephen R.; ESSINGTON, Timothy E.; HOLT, Robert D.; JACKSON, Jeremy B. C.; MARQUIS, Robert J.; OKSANEN, Lauri; OKSANEN, Tarja; PAINE, Robert T.; PIKITCH, Ellen K.; RIPPLE, William J.; SANDIN, Stuart A.; SCHEFFER, Marten; SCHOENER, Thomas W.; SHURIN, Jonathan B.; SINCLAIR, Anthony R. E.; SOULÉ, Michel E.;

- VIRTANEN, Risto; WARDLE, David A. Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, **333**: 301–306, 2011.
- FISHER, Brendan; TURNER, Kerry; MORLING, Paul. Defining and classifying ecosystem services for decision-making. *Ecological Economics*, **68**(3): 643–653, 2009.
- GESSNER, Mark O.; SWAN, Christopher; DANG, Christian K.; MCKIE, Brendan; BARDGETT, Richard; WALL, Diana H.; HATTENSCHWILER, Stephan. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**: 372–380, 2010.
- GODFREY-SMITH, Peter. Functions: consensus without unity. *Pacific Philosophical Quarterly*, **74**: 196–208, 1993.
- HUGHES, Terence P.; BELLWOOD, David R.; FOLKE, Carl; STENECK, Robert S.; WILSON, James. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**: 380–386, 2005.
- JAX, Kurt. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos*, **111**: 641–648, 2005.
- . Can We Define Ecosystems? On the Confusion Between Definition and Description of Ecological Concepts. *Acta Biotheoretica*, **55**: 341–355, 2007.
- JAX, Kurt; BARTON, David N.; CHAN, Kai M. A.; DE GROOT, Rudolf; DOYLE, Ulrike; ESER, Uta; GORG, Christophe; GOMEZ-BAGGETHUN, Erik; GRIEWALD, Yuliana; HABER, Wolfgang; HAINES-YOUNG, Roy; HEINK, Ulrich; JAHN, Thomas; JOOSTEN, Hans; KERSCHBAUMER, Lilin; KORN, Horst; LUCK, Gary W.; MATZDORF, Bettina; MURACA, Barbara; NESSHÖVER, Carsten; NORTON, Bryan; OTT, Konrad; POTSCHIN, Marion; RAUSCHMAYER, Felix; VON HAAREN, Christina; WICHMANN, Sabine. Ecosystem services and ethics. *Ecological Economics*, **93**: 260–268, 2013.
- KUHN, Thomas. *The structure of scientific revolutions* [1962]. Chicago: University of Chicago Press, 1996.
- LAVOREL, Sandra; GARNIER, Eric. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**: 545–556, 2002.

- LOREAU, Michel. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, **365**: 49-60, 2010.
- LUCK, Gray W.; CHAN, Kai M.A.; ESER, Uta; GÓMEZ-BAGGETHUN, Erik; MATZDORF, Bettina; NORTON, Bryan; POTSCHIN, Marion B. Ethical Considerations in On-Ground Applications of the Ecosystem Services Concept. *BioScience*, **62**(12): 1020-1029, 2012.
- MACE, Georgina M.; NORRIS, Ken; FITTER, Alastair H. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**: 19-26, 2012.
- MAESTRE, Fernando T.; QUERO, José L.; GOTELLI, Nicholas J.; ESCUDERO, Adrian; OCHOA, Victoria; DELGADO-BAQUERIZO, Manuel; GARCÍA-GÓMEZ, Miguel; BOWKER, Matthew A.; SOLIVERES, Santiago; ESCOLAR, Cristina; GARCÍA-PALACIOS, Pablo; BERDUGO, Miguel; VALENCIA, Enrique; GOZALO, Beatriz; GALLARDO, Antonio; AGUILLERA, Lorgio; ARREDONDO, Tulio; BLONES, Julio; BOEKEN, Bertrand; BRAN, Donald; CONCEIÇÃO, Abel A.; CABRERA, Omar; CHAIEB, Mohamed; DERAK, Mchich; ELDRIDGE, David J.; ESPINOSA, Carlos; FLORENTINO, Adriana; GAITÁN, Juan; GATICA, M. Gabriel; GHILOUFI, Wahida; GÓMEZ-GONZÁLEZ, Susana; GUTIÉRREZ, Julio R.; HERNÁNDEZ, Rosa M.; HUANG, Xuwen; HUBER-SANNWALD, Elisabeth; JANKJU, Mohammad; MIRITI, Maria; MONERRIS, Jorge; MAU, Rebecca L.; MORICI, Ernesto; NASERI, Kamal; OSPINA, Abelardo; POLO, Vicente; PRINA, Anibal; PUCHETA, Eduardo; RAMÍREZ-COLLANTES, David A.; ROMÃO, Roberto; TIGHE, Matthew; TORRES-DÍAZ, Cristian; VAL, James; VEIGA, José P.; WANG, Deli; ZAADY, Eli. Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science*, **335**: 214-218, 2012.
- MAGURRAN, Anne. *Measuring Biological Diversity*. Hoboken: Blackwell Science, 2004.
- MAYR, Ernst; PROVINE, William (eds.). *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1980.

- MCINTOSH, Robert. *The Background of Ecology: concept and theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- MOSSIO, Matteo; SABORIDO, Cristian; MORENO, Alvaro. An Organizational Account for Biological Functions. *British Journal for the Philosophy of Science*, **60**: 813-841, 2009.
- NAEEM, Shahid. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*, **83**: 1537-1522, 2002.
- NUNES-NETO, Nei; EL-HANI, Charbel. Gaia, teleologia e função. *Episteme*, **11** (23): 15-48, 2006.
- . O que é função? Debates na filosofia da biologia contemporânea. *Scientiae Studia*, **7** (3): 353-401, 2009.
- . Functional Explanations in Biology, Ecology, and Earth System Science: Contributions from Philosophy of Biology. Brazilian Studies in Philosophy and History of Science. *Boston Studies in the Philosophy of Science*, **290**: 185-199, 2011.
- NUNES-NETO, Nei; CARMO, Ricardo; EL-HANI, Charbel. O conceito de função na ecologia contemporânea. *Revista de Filosofia Aurora*, Curitiba, **25** (36): 43-73, 2013.
- NUNES-NETO, Nei; MORENO, Alvaro; EL-HANI, Charbel. Function in ecology: an organizational approach. *Biology and Philosophy*, **29** (1): 123-141, 2014.
- ODUM, Eugene. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: Saunders, 1953.
- . (ed.). *Ecologia*. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988.
- ODUM, Eugene; BARRETT, Garry. *Fundamentals of Ecology*. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2005.
- OKSANEN, Markku; PIETARINEN, Juhani (orgs.). *Philosophy and Biodiversity*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- PETCHEY, Owen; GASTON, Kevin. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**: 741-758, 2006.
- PICKETT, Steward; KOLASA, Jurek; JONES, Clive. *Ecological Understanding: the nature of theory and the theory of nature*. New York: Elsevier, 2007.
- SAX, Dov; GAINES, Steven. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 561-566, 2003.
- SCHWARZ, Astrid; JAX, Kurt. (eds), *Revisiting Ecology: Reflecting on Concepts, Advancing Science*. Dordrecht: Springer, 2011.

- SUTHERLAND, WJ, ADAMS, WM, ARONSON, RB, AVELING, R, BLACKBURN, TM, BROAD, S, CEBALLOS, G, CÔTÉ, IM, COWLING, RM, DA FONSECA, GAB, DINERSTEIN, E, FERRARO, PJ, FLEISHMAN, E, GASCON, C, HUNTER JR, M, HUTTON, J, KAREIVA, P, KURIA, A, MACDONALD, DW, MACKINNON, K, MADGWICK, FJ, MASCIA, MB, MCNEELY, J, MILNER-GULLAND, EJ, MOON, S, MORLEY, CG, NELSON, S, OSBORN, D, PAI, M, PARSONS, ECM, PECK, LS, POSSINGHAM, H, PRIOR, SV, PULLIN, AS, RANDS, MRW, RANGANATHAN, J, REDFORD, KH, RODRIGUEZ, JP, SEYMOUR, F, SOBEL, J, SODHI, NS, STOTT, A, VANCE-BORLAND, K AND AR WATKINSON. One Hundred Questions of Importance to the Conservation of Global Biological Diversity. *Conservation Biology*, **23**: 557-567, 2009.
- TAKACS, David. *The idea of Biodiversity: the Philosophies of Paradise*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1996.
- TILMAN, David; LEHMAN, Clarence. Biodiversity, composition and Ecosystem Processes: Theory and Concepts. In *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical progress and theoretical extensions*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- TORSVIK, Vigdis Lid; OVREAS, Lise. Microbial diversity and function in soil: From genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, **5**: 240-245, 2002.
- TSCHARNTKE, Teja; KLEIN, Alexandra M.; KRUESS, Andrea; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf; THIES, Carsten. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**: 857-874, 2005.
- UN (UNITED NATIONS). *Convention on Biological Diversity*. Available in: <<http://www.cbd.int/convention/text>>, 1992. Last updated on 18 March 2013.
- VAN DER HEIJDEN, Marcel G.; BARDGETT, Richard D.; VAN STRAALLEN, Nico M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**: 296-310, 2008.
- WARDLE, David A.; BARDGETT, Richard D.; KLIRONOMOS, John N.; SETALA, Heikki; VAN DER PUTTEN, Wim H.;

- WALL, Diana H. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, **304**: 1629-1633, 2004.
- WIENS, John J.; ACKERLY, David D.; ALLEN, Allen P.; ANACKER, Brian L.; BUCKLEY, Lauren B.; CORNELL, Howard V.; DAMSCHEN, Ellen I.; DAVIES, T. Jonathan; GRYTNES, John-Arvid; HARRISON, Susan P.; HAWKINS, Bradford A.; HOLT, Robert D.; MCCAIN, Christy M.; STEPHENS, Patrick R. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**: 1310-1324, 2010.
- WRIGHT, Larry. Functions. *Philosophical Review*, **82**: 139-168, 1973.

**Data de submissão:** 03/04/2016

**Aprovado para publicação:** 16/05/2016



## Eco-Evo-Devo: uma (re)leitura sobre o papel do ambiente no contexto das Ciências Biológicas

---

Thais Benetti de Oliveira \*

Fernanda da Rocha Brando <sup>Ω</sup>

Tiana Kohlsdorf #

Ana Maria de Andrade Caldeira +

---

**Resumo:** O presente artigo discute o papel atribuído ao ambiente no contexto contemporâneo da biologia evolutiva, resgatando a interpretação de que sua atuação na evolução das linhagens não se restringe exclusivamente à seletividade de fenótipos, mas incorpora também processos indutores de variação fenotípica dentro das populações. A discussão articula epistemologicamente diferentes contextos filosóficos e históricos da Biologia, (re)significando os conceitos de acordo com o avanço das pesquisas empíricas e teóricas das Ciências Biológicas, características de diferentes cenários heurísticos e investigativos. Considerando alguns contextos evolutivos – Darwinismo, Teoria Sintética e Eco-Evo-Devo – retoma alguns pressupostos dessas teorias que possam ilustrar como o papel do ambiente tem sido discutido de forma mais integrada às explicações evolutivas.

---

\* Centro de Ciências Humanas, Universidade do Sagrado Coração, *Campus* Bauru. Rua Irmã Arminda, 10-50 Jardim Brasil, Bauru, SP, CEP: 17011-160. E-mail: thabenetti@fc.unesp.br

<sup>Ω</sup> Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, CEP: 14040-901. E-mail: ferbrando@ffclrp.usp.br

# Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, CEP: 14040-901. E-mail: tiana@usp.br

+ Departamento de Educação da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, *Campus* Bauru. Avenida Luís Edmundo Carrijo Coube, s/n, Vargem Limpa. Bauru, SP, CEP: 17033-360. E-mail: anacaldeira@fc.unesp.br



**Palavras-chave:** evolução biológica; ambiente; teoria de construção do nicho, diversidade fenotípica

### **Eco-Evo-Devo: a (re)reading of the environment's role in the context of Biological Sciences**

**Abstract:** The epistemological and philosophical aspects of Biological Sciences turn imperative to understand the vicissitudes through which concepts are submitted. The epistemological interaction among different philosophical and historical contexts of Biology is important for re-evaluations of the concepts according to the advances of empirical and theoretical research in Biological Sciences, which are features of different heuristic scenarios. This article discusses the role assigned to the environment in the contemporary context of the evolutionary theory, recovering the interpretation that such role in the evolution of lineages is not restricted to phenotypes selection, but also incorporates processes inducing phenotypic variation. Following such goal, the text approaches some evolutionary contexts – Darwinism, synthetic theory and eco-evo-devo – and examines assumptions of these theories that illustrate how possible roles of the environment have been integrated into evolutionary explanations of biological diversity.

**Key-words:** Biological evolution; environment; niche construction, eco-evo-devo

## **1 INTRODUÇÃO**

As ciências e seus conceitos constituintes são produtos de um contexto de embates teóricos constantes, envolvendo refutações, alegações e deliberações, as quais culminam na sustentação e/ou manutenção, ampliação ou obsolescência de teorias ou paradigmas. Um conceito é alvo de reverberações teóricas, filosóficas e empíricas e, portanto, está sujeito a (re)estruturações decorrentes dessas áreas. Por consequência, torna-se importante articular epistemologicamente diferentes contextos filosóficos e históricos da Biologia, (re)significando os conceitos de acordo com o avanço das pesquisas empíricas e teóricas das Ciências Biológicas, características de diferentes cenários heurísticos e investigativos.

Considerações acerca do impacto das análises epistemológicas de conceitos específicos são particularmente relevantes quando envolvem teorias que integram diferentes áreas do conhecimento,

como é o caso da Teoria Evolutiva na Biologia. O presente artigo discute o papel do ambiente reconhecido contemporaneamente por essa teoria, resgatando a ideia de que sua atuação na evolução das linhagens não se restringe exclusivamente à seletividade de fenótipos, mas incorpora também processos indutores de variação fenotípica dentro das populações (ver West-Eberhard, 2003 para uma revisão detalhada).

A ênfase dessa discussão incidirá em duas proposições teóricas: a participação do ambiente na indução das mudanças fenotípicas e a herança ecológica. Nos dois casos, a carência de abordagens considerando a contribuição ecológica na origem de variabilidade fenotípica está atrelada à concepção de que somente mudanças genéticas seriam responsáveis pela existência de variação dentro de uma população, e que o ambiente apenas selecionaria os fenótipos mais aptos dentre aqueles disponíveis. Sob esse enfoque, os mecanismos de herança permaneceriam restritos às explicações sobre mudanças nos padrões de expressão gênica que se estabeleceriam ao longo de gerações apenas em decorrência de mutações eventualmente fixadas na população por seleção natural. Dessa forma, o estabelecimento de novos fenótipos estaria associado às mudanças lentas e graduais nas frequências relativas dos alelos desses genes na população, de acordo com as pressões seletivas a que os organismos foram submetidos.

A inserção de aspectos ecológicos, mais especificamente do papel do ambiente, em estudos acerca da origem e estabelecimento de diversidade fenotípica tornou-se protagonista em debates recentes da Biologia Evolutiva. Tanto no Darwinismo quanto na Teoria Sintética da Evolução, o ambiente tradicionalmente foi abordado como um agente seletor, que atua na evolução adaptativa eliminando ou fixando fenótipos (e seus alelos) e, conseqüentemente, moldando uma população segundo as pressões impostas pelas interações bióticas e abióticas entre os organismos e o meio (Futuyma, 2009). Essa ênfase dedicada ao papel seletivo do ambiente pela Síntese Moderna prescindiu apreciações acerca do papel que o ambiente exerce durante os processos evolutivos quando atua como indutor de variação fenotípica ao longo da ontogenia (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

Assim como sinais ambientais determinam o estabelecimento de fenótipos, os organismos podem influenciar o “fenótipo ambiental” (estrutura e características do nicho ocupado, no caso de espécies que efetivamente “moldam” o microhabitat que ocupam). Para Hoffmeyer, deve-se voltar a atenção à atividade do organismo na construção de seu ambiente, o nicho ecológico tal como o animal o apreende (Hoffmeyer, 1996, p. 54).

Perguntas como “De que maneira o ambiente influencia processos ontogenéticos?”; “Como mudanças ambientais determinam a origem de novos fenótipos?” e “Como a evolução da ontogenia afeta o ambiente?” (re)posicionam o papel do ambiente dentro das concepções teóricas da Evolução e caracterizam uma área de pesquisa denominada Eco-Evo-Devo (Müller, 2007). A Eco-Evo-Devo apresenta-se como uma novidade teórica acerca dos conteúdos evolutivos, ora pelas proposições e/ou explicações acerca da origem de diversidade biológica, ora por subsidiar a necessária abordagem integrada do processo evolutivo, reiterando o papel do ambiente no surgimento de novos fenótipos.

A Eco-Evo-Devo mostra-se pertinente ao conhecimento atual referente à evolução biológica e tem recebido forte suporte empírico nos últimos anos (para comentários e revisões que exemplificam esse aporte experimental ver Herman *et al.*, 2014; Schlichting & Wund, 2014; Merila, 2015). Considerando esse arcabouço teórico, ao longo do presente artigo pretendemos responder às seguintes questões: Por que o entendimento DNA-centrista e a participação do ambiente nos processos evolutivos precisam ser repensados? Quais objeções epistêmicas permitem (re)pensar o papel do ambiente na diversidade biológica? Por que a Ecologia vem requerendo seu posicionamento como um dos eixos do pensamento evolutivo?

Embora a Genética tenha ocupado durante muitos anos posições explicativas mais evidentes junto aos processos evolutivos, atualmente esse entendimento que caracterizou o contexto de produção teórica e empírica da Teoria Evolutiva passa a ser repensado por filósofos e biólogos. Eles propugnam sobre a ideia de que não é exclusivamente a seleção natural (atuando sobre novos fenótipos oriundos de mutações) e a deriva gênica que teriam papel causal e explicativo na evolução dos seres vivos, mas reconhecem a

presença de diversos outros mecanismos atuando nesses processos. Essa ideia e/ou designação representa um cenário diferente às explicações evolutivas e pauta-se em um pluralismo de processos que (re)posiciona a dimensão ecológica nos pressupostos evolutivos.

Dentro da contextualização proposta para discussão no presente artigo, cabe ressaltar que não se prescinde a ação dos processos em nível genético na evolução biológica, nem se atribui menor relevância a esse nível de organização. Entretanto, defende-se uma abordagem que perpassa explicações que considerem desde mudanças de frequências gênicas em populações até a origem da variação e da inovação fenotípica mediada por sinais ambientais associados à plasticidade fenotípica. Não se pode reduzir o fenótipo exclusivamente aos genes herdados, uma vez que seu estabelecimento ao longo da ontogenia envolve normas de reação que expressam a “responsividade” do genótipo às condições ambientais. O ambiente, portanto, apresenta um repertório incrível de possibilidades para a geração de fenótipos, modulada por fatores referentes à sazonalidade, tipo de alimentação e relações com predadores, entre outros. Assim, a quantidade de mecanismos adaptativos engendrados a partir da interação entre gene-organismo-ambiente é objeto potencial para um entendimento sistêmico da Biologia, mostrando que a abordagem ecológica é, reiteradamente, central no cenário teórico evolutivo.

## **2 O AMBIENTE COMO INDUTOR DE MUDANÇAS FENOTÍPICAS**

Embora o Darwinismo e a Teoria Sintética atribuam um papel restrito ao ambiente como o de seletor das variantes fenotípicas, a Eco-Evo-Devo presume que mudanças ambientais podem explicar a origem de novos fenótipos, os quais são estabelecidos ao longo do desenvolvimento do organismo por processos influenciados pelas condições ambientais. Essa ideia adquiriu visibilidade na comunidade científica devido ao crescente número de estudos sobre plasticidade fenotípica e descobertas referentes aos processos regulatórios que orquestram processos de desenvolvimento e mecanismos epigenéticos associados (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

A plasticidade fenotípica é um conceito central na Eco-Evo-Devo porque esse mecanismo permite a identificação de uma relação

explícita entre variação fenotípica e a influência ambiental sobre o desenvolvimento que é eventualmente mediada por seleção natural. A plasticidade implica uma ação do ambiente sobre vários estágios ontogenéticos, e fornece uma chave explicativa para circunstâncias em que as populações reagem rapidamente às condições de mudanças ambientais (Müller, 2007).

A presença de plasticidade nas vias do desenvolvimento permite o surgimento de fenótipos variantes na ausência de mutações. Sob essa ótica, novos fenótipos poderiam surgir a partir de normas de reação presentes na variação genética já existente na população, sem que necessariamente um novo alelo com efeitos fenotípicos apareça, de modo que o ambiente em que um organismo se desenvolve passa a figurar não apenas como agente seletor da variação existente, mas também como elemento indutor de variação fenotípica. Embora a participação dos fatores ambientais no desenvolvimento não implique, necessariamente, em cenários de surgimento de novos fenótipos ou inovação das vias de desenvolvimento, o ambiente exerce, de fato, um papel efetivo sobre diversas fases ontogenéticas dos organismos (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

Um único genótipo pode produzir muitos fenótipos, dependendo das muitas contingências experimentadas durante o desenvolvimento, uma propriedade expressa sob a forma de “normas de reação”. O fenótipo resulta de complexos eventos do processo de desenvolvimento, determinados tanto por genes quanto pelas condições ambientais em que as redes de sinalização gênica são expressas (Nijhout, 1991). Por exemplo, girinos como os do gênero *Hylachrysoyelis* se desenvolvem em ambiente aquático, e seus processos de desenvolvimento são sensíveis aos produtos bioquímicos solúveis na água, liberados pela saliva ou urina dos seus principais predadores: na presença desses sinais, o padrão de desenvolvimento é alterado e resulta em um fenótipo que minimiza a probabilidade de predação. Quando as larvas de libélula estão presentes, os girinos *Hyla chrysoyelis* e *Hyla versicolor*, que são predados por essas larvas, desenvolvem caudas vermelhas brilhantes, que desviam a atenção dos predadores, e um conjunto mais robusto de músculos no tronco, que possibilita locomoção mais ágil para escapar dos predadores (Gilbert & Epel, 2009).

Outro exemplo que ilustra a plasticidade fenotípica nos processos de desenvolvimento refere-se a um organismo que estabelece morfologias diferentes dependendo da estação. A larva da *Nemoria arizonaria* eclodida em árvore de carvalho na primavera tem uma forma que, notavelmente, mistura-se com as flores de carvalho jovens. No entanto, esse fenótipo parece desfavorável nas lagartas que eclodem no verão, quando flores de carvalho não estão mais presentes no ambiente; as larvas dessa estação, diferentemente, assemelham-se aos galhos recentemente formados. Nesse exemplo, a alimentação da larva determina o fenótipo. Larvas que se alimentam de folhas de carvalho jovens estabelecem fenótipos semelhantes aos amentos ou inflorescências, enquanto as larvas que se alimentam de folhas velhas (cuja composição química é diferente) desenvolvem fenótipo similar aos galhos (Gilbert & Epel, 2009).

Pode-se considerar, ainda, um organismo em que a determinação do sexo não é exclusivamente cromossômica, sendo dependente das condições ambientais que o embrião experimenta durante momentos específicos de seu desenvolvimento. Em muitas espécies de peixes, tartarugas e lagartos, o sexo é determinado pela temperatura da incubação. Um mesmo ovo que colocado em uma temperatura resultará em fêmea, se incubado em outra temperatura será um macho. O peixe *Thalassoma bifasciatum* da cabeça azul, que ocupa os recifes do Caribe, é uma das várias espécies de peixes cuja determinação do sexo está relacionada ao local de acasalamento e ontogenia. Quando um peixe imaturo alcança um recife onde um único macho vive e defende um território com muitas fêmeas, o recém-chegado desenvolve-se em uma fêmea. Se o mesmo peixe imaturo alcançar um recife que não está sendo defendido por um macho, ele se desenvolverá em um macho. Se o macho que defende o território morrer, uma das fêmeas (normalmente a maior) torna-se macho – em um dia seus ovários encolhem e os testículos crescem (Gilbert & Epel, 2009).

Cada uma das circunstâncias supracitadas ilustra o efeito do ambiente sobre a determinação do fenótipo. O potencial de um mesmo genótipo expressar mais de um fenótipo dependendo das condições ambientais em que se desenvolve, entendida como plasticidade fenotípica, reforça a concepção de que diferentes

condições ambientais podem produzir diferentes fenótipos durante o desenvolvimento normal do organismo, sem a necessidade de mutações. Atualmente, a “plasticidade fenotípica” é definida como a habilidade do organismo de reagir ao ambiente com uma mudança na forma, estado, movimento ou taxa de atividade. Essa plasticidade é uma propriedade do traço, não do indivíduo; de fato, a maioria dos indivíduos tem vários traços plásticos. Quando identificada em estágios embrionários ou larvais de animais ou plantas, a plasticidade fenotípica é frequentemente referida como plasticidade ontogenética (Gilbert & Epel, 2009). Nos exemplos citados, o ambiente assume um papel que excede o mero filtro de seleção das variações existentes. Ao contrário, o ambiente é uma fonte de variação fenotípica na população: ele contém sinais que podem induzir o desenvolvimento do organismo no estabelecimento de um fenótipo que pode apresentar uma aptidão (*fitness*) elevada em um ambiente particular.

## 2.1 Eco-Devo e a plasticidade do desenvolvimento

A biologia ecológica do desenvolvimento, casualmente conhecida como Eco-Devo, é uma abordagem sobre o desenvolvimento embrionário que estuda as interações entre o desenvolvimento dos organismos e seu ambiente, a maneira como os animais evoluíram integrando os sinais do ambiente à trajetória canônica de seu desenvolvimento. Em muitos casos, a Eco-Devo é uma extensão da Embriologia para níveis acima do indivíduo (Gilbert & Epel, 2009). A partir dessa abordagem, o estabelecimento do fenótipo durante o desenvolvimento vincula-se não apenas aos processos internos ao organismo, mas também às condições do meio que podem alterar a forma de expressão dos processos de sinalização e expressão gênica que ocorrem na ontogenia.

Na Embriologia tradicional, o foco das pesquisas e abordagens teóricas concentra-se na dinâmica interna por meio da qual processos genéticos e celulares estabelecem o fenótipo do organismo. No século XX, descobriu-se que a comunicação entre as células configura a chave desse fenômeno. Especificamente, a informação genética contida no núcleo das células não pode, única e diretamente, estabelecer a diferenciação dos muitos tipos de células em um organismo multicelular. As células interagem entre si, e essa interação

desencadeia processos de diferenciação de cada célula. Sinais moleculares denominados “fatores parácrinos” são liberados por um conjunto de células e induzem mudanças na expressão genética em células adjacentes. Essas células adjacentes ou vizinhas, com suas características recém-adquiridas, produzem seus próprios fatores parácrinos que podem alterar a expressão genética de sua vizinhança, por vezes incluindo as células que originalmente induziram mudanças nelas mesmas (Gilbert & Epel, 2009).

A partir dessa rede de sinais entre células, os órgãos são formados. Esses sinais moleculares não estão limitados aos fatores parácrinos gerados internamente, mas podem, também, provir de fontes externas ao organismo. Conseqüentemente, um mesmo genótipo pode resultar em diferentes fenótipos igualmente viáveis dependendo de quais condições estão presentes no ambiente, permitindo uma mudança na trajetória de desenvolvimento do embrião em decorrência do contexto ambiental (Gilbert & Epel, 2009). O predomínio de determinados fenótipos na população, portanto, seria decorrente não apenas dos alelos presentes, mas também das condições em que esses alelos foram expressos durante o desenvolvimento.

Sultan (2007) resumiu o status moderno da Eco-Devo da seguinte forma:

Eco-Devo examina como os organismos se desenvolvem em determinados ambientes e objetiva fornecer um quadro integrado para a investigação do desenvolvimento nesses contextos ecológicos. Eco-devo não é uma simples “reembalagem” dos estudos sobre plasticidade com um novo nome... Enquanto os estudos sobre plasticidade são referentes às análises da genética quantitativa e da seleção fenotípica para examinar os resultados do desenvolvimento e sua evolução como características adaptativas, Eco-Devo inclui um foco explícito nos mecanismos moleculares e celulares da percepção ambiental e da regulação gênica subjacentes a essas respostas e como esses padrões de sinalização operam em indivíduos, populações, comunidades e táxons genética/ecologicamente distintos. (Sultan, 2007, p. 575)

Na maioria das interações em processos de desenvolvimento, o genoma fornece instruções específicas, enquanto o ambiente é tradicionalmente concebido como um fator permissivo. Sob essa



ótica, os genes determinam quais estruturas serão produzidas, e a única exigência do ambiente é que essa estrutura não perturbe o processo canônico de desenvolvimento, garantindo o estabelecimento de fenótipos viáveis. Entretanto, existem diversas circunstâncias no desenvolvimento em que o ambiente parece “ditar as instruções”. Nesse contexto, o ambiente determina qual é o tipo de fenótipo que será estabelecido, mas o repertório genético tem que ser capaz de construir esse fenótipo. De acordo, a habilidade genética de responder aos fatores ambientais é herdada, e o ambiente determina quais fenótipos serão formados (Gilbert & Epel, 2009).

Dois principais tipos de plasticidade fenotípica são reconhecidos atualmente: as normas de reação e o polifenismo. Na norma de reação, o genoma codifica uma faixa contínua de fenótipos potenciais e a interação entre o genoma e o ambiente determina o fenótipo estabelecido. Por exemplo, o comprimento do chifre do macho em algumas espécies de besouros é determinado pela quantidade e pela qualidade do alimento que a larva ingere antes da metamorfose. O limite superior e inferior da norma de reação também é uma propriedade do genoma que pode ser selecionada. Espera-se que espécies distintas de besouros sejam diferentes quanto à direção e quantidade de plasticidade expressa (Gilbert & Epel, 2009).

O segundo tipo de plasticidade fenotípica, o “polifenismo”, refere-se aos fenótipos descontínuos suscitados pelo ambiente. Um exemplo clássico é a determinação do sexo da tartaruga, no qual uma gama de temperaturas induz o desenvolvimento masculino do embrião, enquanto um conjunto distinto de temperaturas suscita o desenvolvimento de um embrião feminino. Entre esses dois conjuntos de temperaturas, há um pequeno intervalo que produz machos e fêmeas em diferentes proporções, mas não induz “sexos mistos”. Outro exemplo de polifenismo pode ser identificado no gafanhoto migratório *Schistocerca gregária*. Esse gafanhoto herbívoro ocorre em duas formas exclusivas: em um caso eles apresentam asas curtas, coloridas uniformemente, e são solitários; na outra forma, possuem asas longas, os animais são brilhantemente coloridos e vivem em bandos. As condições do ambiente determinam qual das morfologias um jovem gafanhoto irá desenvolver, e o principal estímulo parece ser a densidade populacional. Quando as ninfas de

gafanhotos estão aglomeradas de forma suficiente para que um nervo na parte traseira do fêmur seja estimulado por outras ninfas, seu padrão de desenvolvimento muda e, na próxima ecdise, o indivíduo emergirá com asas longas e coloridas e comportamentos migratórios (Gilbert & Epel, 2009).

## **2.2 Agentes da plasticidade do desenvolvimento**

A maioria dos organismos provavelmente possui componentes determinados pelo ambiente em seu fenótipo. Uma lista “completa” dos organismos com plasticidade fenotípica assemelhar-se-ia a uma lista com praticamente todos os eucariotos da árvore da vida, uma vez que diversos agentes ambientais influenciam a produção do fenótipo, incluindo temperatura, nutrição, pressão e gravidade, luz, presença de condições de perigo (predadores ou estresse), presença ou ausência de outros membros da mesma espécie.

Um bom exemplo do efeito de condições ambientais na determinação do fenótipo refere-se à sensibilidade térmica de proteínas, pois praticamente todas as atividades enzimáticas são dependentes da temperatura (ver Angilletta, 2009, para uma revisão recente). A temperatura pode causar alterações no dobramento da proteína e, assim, determinar a forma do sítio ativo de uma enzima e os sítios de interação com outras proteínas. Um exemplo dessa influência da temperatura na função proteica é dado pela variante da enzima tirosinase identificada em gatos siameses e coelhos himalaicos. A tirosinase é fundamental para a síntese de melanina, o pigmento escuro da pele dos vertebrados. De fato, mutações que bloqueiam a produção de melanina resultam em albinismo. A mutação que cria o fenótipo dos gatos siameses e dos coelhos himalaicos transforma a tirosinase em uma enzima dependente da temperatura. Nesses animais, a tirosinase dobra-se corretamente em temperaturas relativamente frias, o que não ocorre em temperaturas mais quentes, inviabilizando a atividade enzimática. As temperaturas mais frias são, normalmente, experimentadas em extremidades do corpo, como ponta das orelhas, patas, rabos e em parte do focinho, enquanto o restante do corpo geralmente possui temperaturas mais elevadas. A tirosinase e a produção da melanina funcionam apenas nas extremidades dos gatos siameses e dos coelhos himalaicos, ilustrando

como as enzimas são afetadas pela temperatura e podem imprimir variações significativas nos fenótipos (Gilbert & Epel, 2009).

Uma vez que a atividade de enzimas (e presumivelmente outras proteínas, tais como os fatores de transcrição) pode ser influenciada pela temperatura, animais expostos a condições térmicas distintas podem apresentar variação fenotípica ao longo das diferentes estações do ano. Na América do Norte, a pigmentação de muitas espécies de borboletas segue um padrão sazonal. Em grande parte do Hemisfério Norte há ocorrência de polifenismo em borboletas da família Pieridae. Existem aquelas que eclodem durante os longos dias do verão e aquelas que eclodem no fim da estação, nos dias curtos do outono. O pigmento da asa posterior nas formas de dia curto é mais escuro do que nas borboletas de dia longo. Esse aspecto representa uma vantagem funcional durante os meses mais frios do outono. As borboletas mais escuras beneficiam-se do pigmento para se aquecer entre os vôos, pois os pigmentos mais escuros absorvem a luz mais eficientemente, elevando a temperatura corpórea mais rapidamente quando comparados aos pigmentos mais claros (Gilbert & Epel, 2009).

Outro fator ambiental capaz de induzir diferentes fenótipos a partir de um mesmo genótipo é a nutrição: o alimento ingerido pode conter sinais químicos determinantes no estabelecimento de diferenças fenotípicas. Esse efeito é bastante frequente em insetos. Por exemplo, em himenópteros (abelhas, vespas e formigas), a determinação das castas de rainha e operárias é estabelecida por um conjunto de fatores que inclui genes, nutrição, temperatura e mesmo componentes químicos voláteis produzidos por membros da colmeia. Entre as abelhas, novas rainhas são produzidas dentro de duas semanas após a morte da rainha anterior ou quando a colônia é dividida e presume o surgimento de novas rainhas. A produção da rainha depende do tipo de alimentação que a larva recebe: a larva que se alimenta da geleia real (alimento rico em proteína que contém secreção das glândulas salivares das operárias) durante quase todo estágio larval será uma rainha, com ovários funcionais, enquanto a larva que se alimenta de uma dieta nutricionalmente mais pobre irá se tornar uma operária estéril. Uma larva que se alimenta continuamente de geleia real desde estágios iniciais do desenvolvimento mantém a

atividade de uma estrutura chamada *corpora allata* ao longo de seus estágios larvais. Essa estrutura secreta um hormônio juvenil que atrasa a metamorfose e permite maior crescimento da larva, que se desenvolve com o estabelecimento de ovários funcionais. A taxa da síntese de hormônio juvenil na “larva de uma rainha” é 25 vezes maior do que a taxa sintetizada em larvas que não se alimentaram de geleia real. Se uma grande quantidade de hormônio juvenil for ministrada em uma larva de operária, ela pode transformar-se em rainha. Nesse sistema, a rainha não alcança seu tamanho e fertilidade devido a uma predisposição genética, mas sim por consequência da suplementação nutricional que recebe (Gilbert & Epel, 2009).

De maneira similar, colônias de formigas são predominantemente femininas e as fêmeas podem ser muito diferentes em tamanho e função. As fêmeas reprodutoras são maiores (rainhas) e têm ovários funcionais; as operárias, não. Essas diferenças marcantes na anatomia e na fisiologia desses indivíduos também são reguladas por um hormônio juvenil. A influência do ambiente nos níveis hormonais e na expressão gênica das formigas foi analisada por Abouheif e Wray (2002), que concluíram que a nutrição induz os níveis de hormônio juvenil e regulam a formação das asas. Na rainha, tanto o disco da asa posterior quanto o da asa anterior desenvolvem-se normalmente, expressando os mesmos genes dos discos das asas da *Drosophila*. Entretanto, nos discos das asas do imago operário alguns desses genes não são expressos, e as asas conseqüentemente não se formam (Gilbert & Epel, 2009).

Como mencionado anteriormente, outro exemplo do efeito de variáveis ambientais induzindo variação fenotípica ocorre na presença de predadores (denominado “polifenismo induzido pelo predador”). Várias espécies de rotíferos também apresentam morfologia diferente quando se desenvolvem em lagoas na presença de predadores. O predador de rotíferos *Asplanchna* libera um composto solúvel que induz embriões da presa *Keratella* a estabelecerem corpos ligeiramente maiores com espinhos anteriores 130% maiores do que seriam na ausência dos predadores, minimizando sua propensão de captura. Outro organismo, o caramujo *Thais lamellosa*, desenvolve uma concha mais grossa e uma espécie de “dente” na abertura da concha quando está em água que contém espécies de caranguejos predadores

dessa espécie. Em uma população mista de caracóis, os caranguejos não atacam caramujos com conchas mais grossas até que mais da metade dos caramujos com a morfologia típica da espécie sejam devorados (Gilbert & Epel, 2009).

O polifenismo induzido por predador na pulga aquática *Daphnia* é um exemplo interessante porque beneficia não apenas o indivíduo, mas toda a ninhada. Quando a *Daphnia cucullata* encontra a larva do predador *Chaeoborus*, sua cabeça cresce duas vezes mais do que o tamanho normal, tornando-se longa e adquirindo a forma de capacete. Esse aumento no tamanho diminui as chances da *Daphnia* ser predada pela larva voadora. Esse fenótipo também é observado quando a *Daphnia* se encontra em águas nas quais o predador pode nadar. Estudos mostraram que a ninhada da presa morfologicamente modificada pelo polifenismo induzido pelo predador nasce com a mesma alteração na cabeça, um fenômeno explicado pela capacidade de regulação da expressão gênica induzida pelo caimônio liberado pelo *Chaeoborus* tanto no adulto quanto no embrião (Gilbert & Epel, 2009).

### **3 HERANÇA ECOLÓGICA E O PAPEL DO AMBIENTE NOS ORGANISMOS**

Não obstante o papel do ambiente na indução de diversidade fenotípica, a Biologia Evolutiva contemporânea também discute como a relação organismo-ambiente interfere na concepção de herança biológica, a qual é muitas vezes restrita a uma abordagem exclusivamente genética sedimentada na ocorrência de mutações. É possível conceber a ideia de que a herança biológica estende-se para além dos mecanismos genéticos? O que significa dizer que há uma herança biológica entre os organismos?

Jablonka e Lamb (2010) sugerem que o pensamento biológico referente à herança e evolução esteja passando por uma revolução:

O que está emergindo é uma nova síntese, a qual desafia a versão centrada no gene do neodarwinismo, que dominou o pensamento biológico nos últimos cinquenta anos. As mudanças conceituais que estão ocorrendo estão baseadas no conhecimento de quase todos os ramos da Biologia [...]. Estaremos argumentando que: há mais coisas na herança do que genes; algumas variações hereditárias não são

aleatórias na origem; alguma informação adquirida é herdada; a mudança evolutiva pode resultar tanto de instrução como de seleção. (Jablonka & Lamb, 2010, Prólogo, p. 1)

De acordo com essa perspectiva, para que a noção de herança ecológica seja melhor compreendida, faz-se necessário compreender a ação sincrônica e imprevista entre organismo e ambiente, abordando como essa relação pode intervir no fenótipo dos organismos. A habilidade de construção e remodelamento do ambiente por determinado organismo é sedimentada em seu genótipo e transferida seletivamente entre gerações.

O ambiente está sempre se modificando, tanto em decorrência de processos que não dependem dos organismos, por exemplo, alterações geológicas, como por causa da ação contínua dos seres vivos sobre ele. A evolução por seleção natural é um processo que persegue, por assim dizer, um “alvo móvel”: as condições ambientais que estabelecem os desafios aos quais os organismos responderão estão continuamente mudando, em parte por causa das atividades dos próprios organismos. (Meyer & El-Hani, 2005, p. 69)

A Síntese Moderna enfatiza a ação da seleção natural sobre a variação fenotípica, mas não considera a alteração no meio que o organismo produziu. Além disso, a perspectiva DNA-centrista da Síntese aborda o organismo como resultado de um conjunto gênico a partir do qual emergirão as possibilidades fenotípicas de variabilidade genética derivadas de mutações, as quais serão triadas sob a seleção natural, consonante às pressões seletivas. Existem diversos argumentos criticando a carência de referências ao papel desempenhado pelo ambiente na origem de variação fenotípica (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008; Pigliucci, 2007). Essa participação do ambiente, a partir da qual devemos identificar uma relação de influência recíproca com os organismos, para alguns autores, pode ser explicada por meio da teoria de construção do nicho. Segundo essa teoria, os organismos modificam o ambiente por meio das atividades metabólicas e comportamentos próprios (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008). Os organismos constroem buracos, ninhos, teias e tocas; modificam os níveis de gases na atmosfera; decompõem outros organismos; fixam nutrientes, e participam

ativamente das determinações seletivas entre organismo e ambiente (Brandon, 1992; Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008).

A perspectiva que reconhece uma participação ativa do ambiente na evolução biológica acrescenta às proposições evolutivas a noção do mecanismo de herança ecológica. Com base nessa herança, os organismos descendentes herdariam as ações de seus antepassados, responsáveis pela modificação do ambiente que ocupam. Essa herança ecológica não é um sistema de cópia de modelo, logo não depende de replicadores, mas do tipo de ação dos organismos sobre o meio, os quais serão responsáveis pelas características do ambiente “transmitido” aos seus descendentes (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003; Jablonka & Lamb, 2010).

A incorporação da concepção de herança ecológica pela Biologia Evolutiva tem consequências para a Biologia do Desenvolvimento, uma vez que em cada geração a prole herdará um ambiente local seletivo que, de certa forma, já foi modificado, ou escolhido, dada a ação da construção do nicho por seus parentais. Assim, de forma análoga aos mecanismos evolutivos centrados na herança genética – que subsidiam a estrutura da Síntese Moderna – por meio dos quais o desenvolvimento dos organismos se inicia com a herança de um kit de partida de genes, a teoria de construção de nicho se inicia com a herança de um nicho de partida. Consequentemente, as ações e escolhas dos progenitores determinam as características do local em que os descendentes se originam e se desenvolvem. Insetos fitófagos, por exemplo, geralmente escolhem plantas hospedeiras específicas para depositar seus ovos, que, subsequentemente, poderão ser fonte de alimento para sua prole. Nos organismos que se desenvolvem em ovos, como aves, lagartos, peixes, insetos, aranhas e tantos outros, o ovo em si é um dos principais componentes do nicho de partida, com a gema fornecida como nutrição embrionária e larval. Muitos organismos fornecem também produtos químicos de proteção no seu nicho de partida (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008). Na teoria de construção do nicho, portanto, subjaz uma ideia de herança ecológica que amplia a concepção de herança biológica, uma vez que um organismo pode herdar além dos genes uma ampla variedade de recursos no seu ambiente que interagem no estabelecimento de seu ciclo de vida (Oyama, Griffiths & Gray, 2001).

A concepção de construção de nicho expande a Teoria Evolutiva por evidenciar que os recursos herdados passam a não ser restritos apenas à dimensão genética mediada por expressão gênica. A teoria de construção de nicho contempla a problemática envolvida na herança biológica, uma vez que incorpora uma herança ecológica que também intervém no estabelecimento de características fenotípicas do organismo. O nicho de partida derivado do micro-habitat construído pelo organismo pode gerar condições efetivamente determinantes para a vida de seus descendentes, inclusive referentes à própria sobrevivência. Muitos animais que se reproduzem por ovos não apresentam cuidado parental; no entanto, o embrião em formação alimenta-se da própria reserva vitelínica existente no micro-habitat de desenvolvimento. A quais pressões seletivas os organismos que possuem heranças ecológicas distintas podem estar sujeitos? (Oliveira, 2015). Assim:

O fenótipo corresponde às características aparentes de um organismo em um determinado momento do desenvolvimento, fruto das interações entre herança genotípica, aspectos aleatórios do desenvolvimento, herança ambiental, aspectos aleatórios do ambiente e ação do organismo sobre seu meio. (Justina, Meghioratti & Caldeira, 2012, p. 70)

A herança biológica, comumente referida como herança genética, pode ser então compreendida sob uma perspectiva muito mais ampla: o organismo ao longo do desenvolvimento biológico é resultado das interações de seu genoma, do estágio anterior de desenvolvimento, do fenótipo potencial e do ambiente em que o desenvolvimento se estabelece. Nesse sentido, além das especificações informadas pelas moléculas de DNA, os padrões de herança também são afetados pelo ambiente físico, incluindo tanto herança ambiental quanto fatores ambientais aleatórios. Como já destacaram Justina, Meghioratti & Caldeira (2012), é preciso considerar os seres vivos como produtos de interações entre genótipo e fenótipo, sendo o genótipo compreendido pelo conjunto de genes e o fenótipo a expressão de características no organismo decorrente da relação entre seus genes e o ambiente.

Um melhor entendimento sobre a concepção de nicho ecológico seria beneficiado pela avaliação da história evolutiva de cada uma das



espécies que formam a comunidade, analisando a maneira pela qual elas interagem com os componentes bióticos e abióticos do meio e as possíveis maneiras pelas quais cada linhagem foi interagindo ao longo de sua história evolutiva. Ao acompanhar este processo poder-se-ia verificar, por exemplo, como as espécies mantêm atualmente determinadas relações, e quais são as presumíveis influências pretéritas, bem como tentar-se-ia inferir o porquê de cada espécie utilizar os recursos do ambiente de uma determinada forma e não de outra. Além disso, seria admissível avaliar de que maneira o ambiente modula o modo de vida dos organismos e, em contrapartida, como os indivíduos poderiam modificar, manipular ou influenciar o ambiente ao seu redor, incluindo o ambiente herdado por seus descendentes (Corrêa *et al.*, 2011).

#### **4 CONSIDERAÇÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS**

As compilações epistêmicas aqui apresentadas contemplam a preterida e necessária articulação dos aspectos ecológicos aos processos de evolução biológica. Ao pensarmos que o ambiente age de forma preponderante sobre o organismo, que, nesse contexto, é entendido como uma entidade passiva, receptora das mais distintas pressões seletivas, determinadas e/ou alteradas por condições físicas ou catastróficas, ressalta-se um sincronismo entre a pressão seletiva e o *fitness* dos organismos. A atividade dos organismos, muitas vezes, só é considerada em função dessa resposta: os organismos possuem capacidade de resposta às variações ambientais que terminam por determinar sua sobrevivência em ambientes específicos (Oliveira, 2015). As respostas sincrônicas do organismo às pressões seletivas impostas pelo meio podem refletir processos de adaptação a condições ecológicas específicas, particularmente quando o potencial de resposta (plasticidade fenotípica) contribui para o *fitness*.

Mediante uma exploração da teoria de construção de nicho e da própria concepção de nicho ecológico, pode-se depreender que o organismo atua constantemente sobre o meio que ocupa, alterando suas condições. Engendra condições que afetarão a constituição das pressões seletivas. À medida que a frequência de determinada característica aumenta na população porque representa vantagens em determinado contexto ecológico, essa característica poderá alterar

significativamente o meio e, então, contribuir para o estabelecimento de novas pressões seletivas, diferentes das anteriores. Nesse contexto, é paradoxal separar as explicações referentes aos fenômenos biológicos para entendermos o processo como um todo, no caso a evolução biológica.

Ambientes estão em constante mudança, seja por meio de fatores que não dependem dos organismos, como alterações geológicas, climáticas e até mesmo catastróficas, como o impacto de corpos celestes, seja devido às alterações desencadeadas pelos próprios organismos no ambiente que ocupam. A seleção natural nesse contexto representa um processo que atua em condição de mudança constante, pois as condições ambientais não são estáticas e modificam-se em conjunto com a própria trajetória evolutiva das linhagens (Santos & El-Hani, 2013).

A condição de ação e modificação recíproca, porém, assíncronica, entre ambiente e organismo, reiterada pela teoria de construção de nicho, concebe o processo evolutivo como um caminho imprevisível, sujeito a modulações e formulações constantes. A imprevisibilidade do resultado dessa ação entre organismo e ambiente permite entender como, raramente, pode-se prospectar ou regressar caminhos evolutivos certos e previsíveis, cuja reconstrução dependa apenas de um fator: ou do organismo, ou de um traço fenotípico, ou de uma pressão seletiva, por exemplo.

A discussão apresentada principalmente no que tange à dimensão epistemológica do conhecimento biológico e sua articulação com a pesquisa empírica polemiza o entendimento DNA-centrista e a forma por meio da qual esta perspectiva orientou as construções científicas durante muitos anos. Esta perspectiva notabilizou-se em uma tendência – tanto epistêmica quanto empírica – à *molecularização* dos processos biológicos desde a metade do século XIX. Os resquícios desse entendimento foram e são, até os dias atuais, determinantes na estruturação das pesquisas e de conteúdos biológicos para fins de ensino. Verifica-se que as diferentes áreas do conhecimento são caracterizadas e tratadas a partir de uma perspectiva compartimentalizada e desarticulada. Não explicitamente, os estudos biológicos comumente delegam a compreensão de processos a um nível de atuação e/ou operação biológica em que é preciso identificar

se estamos a trabalhar em nível genético, ou em nível ecológico, ou em nível de organismo (Oliveira, 2015), apesar da reconhecida integração inerente aos sistemas complexos.

A Teoria Evolutiva não fugiu dessa tendência. Mesmo sendo reconhecida como integradora e transversal aos diferentes campos que investigam os sistemas biológicos, também é abordada, na maioria dos casos, como resultado quase exclusivo da ação gênica (Reis, 2015), consonante com a visão de um processo sedimentado majoritariamente em mutações ou nas mudanças em frequências de alelos. À revelia do potencial integrador da Evolução, a Ecologia é uma das áreas cuja participação é abordada, muitas vezes, de forma reducionista. Essa abordagem torna-se cerne de alguns debates contemporâneos que argumentam sobre incorporações e adequações empíricas que favoreçam uma compreensão causal-explicativa mais plural. Tendo como objetos de estudo que perfazem vários níveis de organização biológica (organismo, população, comunidade e ecossistema), surge um problema filosófico que é comum quando se investigam as relações entre diferentes disciplinas científicas – como ocorre na Ecologia:

Trata-se do problema epistemológico da relação entre níveis de explicação dos fenômenos, bem como do problema ontológico dos níveis da realidade, comumente tratado como o problema da relação parte-todo. (Reis, 2015, p. 176)

Assim, novas perspectivas apontam algumas possibilidades ao enfrentamento desse problema. Fornecemos como exemplo dessa afirmação um estudo acerca da origem do Rio Amazonas e a origem da diversidade de espécies amazônicas. O rio, entendido como uma barreira entre populações que pode influenciar a diferenciação biológica e eventual especiação, separa, na Amazônia, espécies fenotipicamente distintas de macacos, aves e algumas borboletas. Aves do gênero *Psophia*, por exemplo, distribuem-se em espécies claramente delimitadas pelos principais rios da Amazônia (Baker *et al.*, 2014, p. 43). A pesquisa, exequível devido à possibilidade de um diálogo entre áreas de estudo complementares, permite uma troca de evidências que são interpretadas por geólogos e biólogos que empregam dados biológicos para a determinação de uma data aproximada para a origem do rio (segundo a datação da especiação

dos organismos pesquisados) e dados geológicos para o entendimento de fenômenos evolutivos, como a vicariância causada pela formação de um rio. Outra abordagem, denominada genômica ecológica, combina a análise genômica de organismos em experimentos de laboratório com estudos de campo, buscando compreender os mecanismos genéticos subjacentes às respostas dos organismos ao seu ambiente natural (Ungerer, Johnson & Herman, 2008, p. 178). Os autores argumentam que, ao trazer os organismos para o laboratório para estudar elementos biológicos isoladamente, ignorando-se o contexto ecológico nos quais tais elementos surgiram e persistem, corre-se o risco de inferir compreensões equivocadas por meio de respostas particulares, parciais ou fragmentadas sobre os processos biológicos (Ceschim, Caldeira & Oliveira, 2016).

A discussão apresentada no presente texto buscou ilustrar como o papel do ambiente tem sido discutido de forma mais explícita e integrada às explicações evolutivas. Questões referentes à ação do ambiente na geração de diversidade fenotípica, mecanismos de herança biológica e teoria de construção de nicho são subjacentes à consolidação da Eco-Evo-Devo. Essa área de pesquisa concebe o processo evolutivo como decorrente de um pluralismo de processos que atuam em diferentes níveis e operam de forma complementar. Gene, organismo e ambiente são conceitos bastante usados nas Ciências Biológicas e, quando entendidos a partir de suas múltiplas relações, apreendem mecanismos diversos que intervêm na evolução biológica e, como consequência, na diversidade das formas orgânicas. A integração da Ecologia à Evolução e aos estudos e pesquisas na Biologia Evolutiva contribui, principalmente, para ampliar a ideia de que a evolução não decorre, unicamente, de processos graduais sedimentados exclusivamente em mutações ou alterações nas frequências de alelos, e que a origem de novas formas orgânicas pode ser induzida inicialmente por sinais ambientais atuando durante o desenvolvimento.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABOUHEIF, Ehab; WRAY, Gregory A. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science*, **297**: 249-252, 2002.

- ANGILLETTA, Michael J. *Thermal Adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. New York: Oxford University Press, 2009.
- BAKER, Paul A.; FRITZ, Sherilyn C.; DICK, Christopher W.; ANDREW J. Eckert; HORTON, Brian K.; MANZONI, Stefano; RIBAS, Camila C.; GARZIONE, Carmala N.; BATTISTI, David S. The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Reviews*, **135**: 38-47, 2014.
- BRANDON, Robert N. Environment. P. 8186, in: KELLER, Evelyn Fox; LLOYD, Elisabeth A. *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- CESCHIM, Beatriz; OLIVEIRA, Thais Benetti; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. Teoria Sintética e Síntese Estendida: uma discussão epistemológica sobre articulações e afastamentos entre essas teorias. *Filosofia e História da Biologia*, **11** (1): 1-29, 2016.
- CORRÊA, Andre Luis; NUNES, Patrícia da Silva; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade; CAVASSAN, Osmar. Proposta de aproximação entre a evo-devo e a teoria de construção do nicho: Perspectiva histórico-epistemológica para o Ensino de Biologia. *V Encontro Regional Sul de Ensino de Biologia*, Londrina, 2011.
- FUTUYMA, Douglas J. *Biologia Evolutiva*. 3ª ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2009.
- GILBERT, Scott F.; EPEL, David. *Ecological Developmental Biology*, Massachusetts: Sinauer Associates, 2009.
- HERMAN; Jacob J.; SPENCER, Hamish G.; DONOHUE; Kathleen; SULTAN, Sonia E. How stable “should” epigenetic modification be? Insights from adaptive plasticity and bet hedging. *Evolution*, **68**: 632-643, 2014.
- HOFFMEYER, Jesper. *Signs of meaning in the Universe*. Bloomington: Indiana University Press, 1996.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Evolução em quatro dimensões: DNA, comportamento e a história de vida*. São Paulo: Companhia das Letras, 2010.
- JUSTINA, Lourdes Aparecida D.; MEGLHIORATTI, Fernanda A.; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. A (re)construção de conceitos biológicos na Formação Inicial de professores e proposição de um modelo explicativo para a relação genótipo e fenótipo. *Revista Ensaio*, **14** (3): 5-84, 2012.

- LALAND, Kevin N.; ODLING- SMEE, John; GILBERT, Scott F. Evo-Devo and Niche Construction: Building Bridges. *Journal Experimental Zoology*, **310B**: 549-566, 2008.
- LOFEU, Leandro; KOHLSDORF, Tiana. Mais que seleção: o papel do ambiente na origem e evolução da diversidade fenotípica. *Genética na Escola*, **10** (1): 11-19, 2015
- MERILA, Juha. Evolutionary biology: Perplexing effects of phenotypic plasticity. *Nature*, **525**: 326-327, 2015.
- MEYER, Diogo; EL-HANI, Charbel N. *Evolução: o sentido da biologia*. São Paulo: Editora UNESP, 2005.
- MÜLLER, Gerd B. Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 943-949, 2007.
- NIJHOUT, H. Frederik. *The Developmental and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1991.
- ODLING-SMEE, F. John; LALAND, Kevin N.; FELDMAN, Marcus W. *Niche construction: The neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- OLIVEIRA, Thaís Benetti. *Uma pesquisa didático-epistemológica na formação inicial em ciências biológicas: “como a evolução forjou a grande quantidade de criaturas que habitam o nosso planeta”?* Bauru, 2015. Tese (Doutorado em Educação para a Ciência) – Programa de Pós-Graduação em Educação para a Ciência, Universidade Estadual de São Paulo.
- OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul E.; GRAY, Russel D. *Cycles of Contingency: Developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.
- PIGLIUCCI, Massimo. Do we need an extended evolutionary synthesis? *The Society for the Study of Evolution*, **61** (12): 2743-2749, 2007.
- REIS, Claudio Ricardo Martins. Análise empírica e filosófica em livros-texto de ecologia: níveis de organização e teoria evolutiva. *Filosofia e História da Biologia*, **10** (2): 175-199, 2015.
- SANTOS, Wellington B.; EL-HANI, Charbel N. A abordagem do pluralismo de processos e da evo-devo em livros didáticos de biologia evolutiva e zoologia de vertebrados. *Revista Ensaio*, **15** (3): 199-216, 2013.

- SCHLICHTUNG, Carl D.; WUND, Matthew A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. *Evolution*, **68** (3): 656-672, 2014.
- SULTAN, Sonia E. Development in context: The timely emergence of eco-devo. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 575-582, 2007.
- UNGERER, Mark C.; JOHNSON, Loretta C.; HERMAN, Michael A. Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment. *Heredity*, **100** (2): 178-183, 2008.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

**Data de submissão:** 11/11/2015

**Aprovado para publicação:** 13/06/2016

# Primórdios da ciência ecológica no Brasil colonial e imperial

---

Thomas M. Lewinsohn \*

---

**Resumo:** A história da ciência ecológica brasileira é mal conhecida e na historiografia internacional ela é inexistente. Três questões precedem a construção dessa história: (1) como demarcar o campo da ecologia antes de seu estabelecimento como ciência; (2) o status científico da história natural; (3) a relação da ciência nas colônias com a dos países centrais. Os relatos coloniais de história natural, que mesclam observações acuradas de ecologia com narrativas não documentadas, não prefiguram uma protoecologia científica. Nas primeiras instituições e publicações científicas brasileiras do século XIX, aportes para a ecologia aparecem em questões aplicadas como a aclimação de plantas cultivadas, o controle de epidemias e debates sobre conservação de recursos. Não se vê, porém, uma progressão de pesquisas nem influência marcante de importantes predecessores da ecologia, como Darwin e os Candolle. Dois ecólogos ativos no Brasil, Eugenius Warming e Fritz Müller, foram reconhecidos a seu tempo, mas sua pesquisa ecológica não teve seguidores imediatos. Em suma, não detectamos uma protoecologia estruturada até o fim do século XIX no Brasil. No entanto, há achados surpreendentes, como uma estimativa da diversidade de plantas no mundo ou o cálculo, em 1851, da área verde necessária para neutralizar as emissões de carbono no Rio de Janeiro.

**Palavras-chave:** história da ecologia; história natural; ciência colonial; naturalistas viajantes; fitogeografia

## Beginnings of ecological science in colonial and imperial Brazil

**Abstract:** The history of Brazilian ecological science is incipient in Brazil and virtually absent in international historiography. Three questions precede

---

\* Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. C.P. 6109, Campinas, SP, Brasil, CEP 13083-870. E-mail: thomasl@uni camp.br



the construction of this history: (1) demarcating the field of ecology before its establishment as a science; (2) the scientific status of natural history; (3) the nature of colonial science. Colonial texts on natural history, a mixture of accurate observations of ecology with undocumented narratives, do not prefigure a scientific protoecology. In the first Brazilian scientific institutions and publications of the 19th century, contributions to ecology can be found in applied questions such as the acclimatization of cultivated plants, control of epidemics or concerns over conservation. However, there is no evident progression of research nor discernible influence of important forerunners of ecology, such as Darwin and the Candolles. Eugenius Warming and Fritz Müller, ecologists who were active in Brazil, were recognized in their time; however, their ecological research had no immediate followers. In essence, no structured protoecology can be found by the end of the 19th century in Brazil. Nevertheless, there are surprising findings, such as an estimate of plant species diversity for the world, or the 1851 computation of the green cover required to neutralize carbon emissions of Rio de Janeiro.

**Keywords:** history of science; natural history; colonial science; traveling naturalists; plant geography; colonial science

## 1 UMA HISTÓRIA POR FAZER

Em pleno século XXI, a ciência ecológica é inquestionavelmente um dos campos de investigação mais ativos no Brasil, tanto em universidades como em institutos de pesquisa ou organizações não-governamentais (Scarano, 2007; 2011). Em vista da relevância e vigor desta área científica, a historiografia da ciência ecológica brasileira se mostra surpreendentemente precária, ao contrário de outras ciências naturais e sociais.

Este texto é uma prospecção das origens e primeiras contribuições para a ecologia brasileira. Essa tarefa começa pela busca de um referencial apropriado, tanto na história da ecologia como na história das atividades e ideias científicas no Brasil.

Em primeiro lugar, surge o problema de demarcar a ciência ecológica, demarcação esta mais complexa do que em muitos outros campos da ciência. Um problema paralelo é o da ciência colonial e sua inserção na ciência ocidental. Com base nessas questões, proponho um recorte de três fases na ecologia brasileira. Em seguida, consideramos a literatura existente sobre o tema no Brasil, e a presença – ou melhor, a ausência – da pesquisa brasileira na historiografia internaci-

onal sobre Ecologia. Depois, avaliamos a existência de uma “protoecologia”, seja no âmbito da ciência de naturalistas viajantes ou nativos no Brasil colonial, seja nas primeiras instituições científicas do Império e início da República.

O surgimento, desenvolvimento e institucionalização da ecologia autoidentificada no Brasil do século XX serão examinados em um trabalho subsequente.

## 2 NATUREZA E DEMARCAÇÃO DA CIÊNCIA ECOLÓGICA

Delimitar o escopo da ciência ecológica no âmbito geral das ciências é um desafio sério, porém incontornável. Não há como historiar o surgimento e desenvolvimento de uma ciência se o seu escopo de investigação – e seu método – não forem antes reconhecidos ou estimulados.

Comumente, o início da ecologia é remetido à primeira definição do termo utilizada por Ernst Haeckel (1834-1919) (Haeckel, 1866). No entanto, Haeckel usou “ecologia” para circunscrever um conjunto de problemas no âmbito da biologia evolutiva, sem a aspiração de formar uma nova disciplina científica, para a qual ele próprio pouco contribuiu (Kingsland, 2005, p. 2; Jax, 2011).

A ciência ecológica tornou-se visível no final do século XIX, e se institucionalizou como disciplina nas décadas iniciais do século XX. A tradução de Eugenius Warming (1841-1924), *Oecology of Plants* (Warming, 1909) é o primeiro livro em inglês intitulado de Ecologia<sup>1</sup>. A Sociedade Britânica de Ecologia e seu primeiro periódico, *Journal of Ecology*, são fundados em 1913; a Sociedade Americana é fundada em 1915, iniciando a publicação de *Ecology* em 1920. Esses são alguns indicadores do período em que a ecologia adquiriu identidade como disciplina científica (“*self-conscious ecology*”, na expressão de McIntosh, 1985, p. 21).

Se tomarmos o advento da ecologia autoidentificada como marco zero dessa ciência, o que fazer com o conhecimento precedente: dis-

---

<sup>1</sup> O título original em dinamarquês, *Plantesamfund: Grundtræk af den økologiske Plantegeografi* (1895) é *As associações vegetais: Fundamentos da geografia ecológica das plantas*.

sociá-lo, como precursor? Ou incorporá-lo desde logo à ecologia, com a chancela de “protoecologia”<sup>2</sup>?

Novas ciências não se formam em pleno ar, mas se destacam, ou recombinam segmentos, de ciências preestabelecidas. A ecologia tem amplas sobreposições, primeiro, com disciplinas biológicas definidas por grupos de organismos (zoologia, botânica, microbiologia); segundo, com ciências naturais básicas (geologia, pedologia, geografia física, química, oceanografia) ou aplicadas (ciências agrárias e florestais, química ambiental); terceiro, com ciências sociais (geografia humana, demografia, economia, sociologia, história). Assim, seu campo próprio como disciplina não se evidencia imediatamente, seja por objeto(s) de estudo, seja por método distintivo:

Questões e perspectivas ecológicas permeiam quase todos os ramos da biologia, [... havendo] ocasiões em que se deveria adotar uma abordagem ecológica em sistemática, genética, biologia celular, embriologia, fisiologia, e outros tipos de estudos biológicos; [... no entanto,] reconhecer a utilidade de adotar uma perspectiva ecológica para um problema não implica que deva existir uma disciplina separada chamada ecologia. Faz sentido inegável definir uma disciplina a partir da formulação de questões sobre as relações entre organismos e seu ambiente? Será que a reivindicação do status de disciplina, para a ecologia, é tão óbvia como a da sistemática, genética [...]? Eu diria que não, de modo que o desenvolvimento da ecologia como uma disciplina precisa ser explicado. (Kingsland, 2005, pp. 2-3)

Definições correntes da disciplina de ecologia geralmente são variantes do primeiro enunciado de Ernst Haeckel:

Como Ecologia, entendemos toda a ciência das relações do organismo com o ambiente externo, nas quais podemos agregar todas as ‘condições de existência’ em sentido amplo. Tais [condições] são de natureza parte orgânica, parte inorgânica. (Haeckel, 1866)<sup>3</sup>

---

<sup>2</sup> Segundo McIntosh (1985, p. 15), Voorhees (1983, *Concise Dictionary of American Science*) introduziu o termo “protoecólogos” para designar aqueles que tiveram insights ecológicos antes do surgimento da ecologia formal.

<sup>3</sup> “Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle, Existenz-Bedingungen’ rechnen können. Diese sind teils organischer teils anorganis-

Este amplo escopo equivale à “perspectiva ecológica” destacada por Kingsland, e não circunscreve um domínio disciplinar próprio para a ecologia. Além disto, é consenso que a ecologia abrange escalas ou níveis de organização múltiplos, que vão do âmbito molecular, num extremo, ao planeta inteiro, no outro (Pickett, Kolasa & Jones, 2007), sobrepondo-se a disciplinas distintas ao longo dessa escala.

Não havendo uma definição manifesta, historiadores têm feito opções diferentes para demarcar o campo e o surgimento da ecologia. Destaco como principais questões, primeiro, as relações da história natural com a nova ciência ecológica; segundo, o posicionamento dessa ciência quanto ao ambientalismo e, mais particularmente, à conservação da natureza.

## 2.1 História natural

A história natural é uma das bases mais evidentes da ecologia. Charles Elton (1900-1991) remete a definição de ecologia diretamente a essa origem: “Ecologia é um nome novo para um assunto muito antigo. Significa simplesmente história natural científica” (Elton, 1927, p. 1)<sup>4</sup>.

A chave para a definição de Elton está no adjetivo “científico”. Qualquer relato cuidadoso de história natural trará, em princípio, algum aporte útil para a ecologia dos organismos envolvidos. Porém, nem toda observação decorre de, ou produz, uma pergunta; ou então se presta a verificar uma hipótese. Assim, a demarcação da ecologia depende de aplicar com maior ou menor rigor o qualificador “científico” à história natural, seguindo Elton.

Nesse sentido muito amplo, a história natural é explorada como protoecologia, por exemplo, na história da ciência em fascículos de Egerton (2001-2015, em andamento); seus primeiros 46 fascículos

---

cher Natur” (Haeckel, 1866, vol. 2, p. 286). A expressão “ambiente externo” não é redundante, pois ressalta que Haeckel concebia a ecologia como uma extensão da fisiologia voltada para o exterior, tal como Schimper e outros ecólogos vegetais pioneiros.

<sup>4</sup> Note-se, a respeito, Cittadino (1990, p. 152): “[...]ecologia é uma ciência direcionada para o campo que tende a atrair biólogos com um grande interesse em história natural. Boa parte da literatura ecológica da primeira metade do século XX tinha a feição de história natural, exceto por ser mais árida de ler.”

tratam de naturalistas e de contribuições à ecologia por zoólogos, parasitólogos, botânicos, geógrafos, entre outros, até o fim do século XIX. Somente do fascículo 47 em diante, Egerton se concentra na ecologia “em processo de formalização”.

Outros historiadores defenderam uma posição mais restritiva. Na visão de McIntosh (1985), a história natural, cuja atividade preferencial era a coleta indiscriminada, praticada por diletantes (apelidados depreciativamente de “coleccionadores de selos”), não contribuiu para a nova ciência. Somente a história natural “transformada por Buffon e Humboldt [...] que envolve medidas acuradas, questionamento de teorias precedentes [...]” uniu-se à fisiologia para formar a ecologia (McIntosh, 1985, p. 26).

Note-se que a biologia, ao se estabelecer como uma ciência moderna na segunda metade do século XIX, firmou a experimentação como seu método principal, senão único, e buscou distanciar-se de observações comparadas e explicações históricas para fenômenos biológicos: “função deslocou forma como o alvo da investigação biológica. Instaurou-se uma revolta contra a morfologia” (*revolt from morphology*; Coleman, [1971] 1977, p. 162). No mesmo sentido, naturalistas e experimentalistas se confrontavam quanto à validade de estudar variação fenotípica em populações naturais (Allen, 1979). Ao ser identificada com a história natural descritiva dos séculos precedentes, a ecologia, organizando-se no mesmo período desses embates, teria de persuadir outros cientistas que seu status de ciência era tão legítimo quanto o da biologia experimental.

Jax (2011) entende que a tensão entre história natural e fisiologia não só influenciou a formação da ecologia, mas que a permeia desde então. Segundo ele, a fisiologia se apresenta como ciência “exata”<sup>5</sup> em busca de leis gerais, explorada por meio de experimentos com que busca identificar mecanismos (Jax, 2011, p. 2). Por sua vez, a história natural explora particularidades e, além de causas presentes, recorre a explicações históricas dos fenômenos que detecta, utilizando descrições, comparações e classificações como base:

---

<sup>5</sup> Aspas no original.

Esse caráter híbrido da ecologia existe até hoje. [...] é a tensão e combinação dessas duas abordagens que sustenta a especificidade e o vigor heurístico da ecologia, e por isto que deve ser mantida. Nas várias subdisciplinas da ecologia, os dois aspectos estão presentes em proporções muito distintas. (Jax, 2011, p. 2)

A história natural contribui efetivamente para a ciência ecológica sempre que propuser questões relevantes à ecologia, e/ou contribuir para produzir uma resposta a tais questões. Não se pode, porém, identificar essas contribuições por meio da retroprojeção de questões contemporâneas da ecologia nos termos em que hoje se formulam; devem ser remetidas ao quadro de conhecimento da época, assim como aos termos e modos de formulação vigentes de perguntas e hipóteses. Em outras palavras, o critério para uma contribuição passada à ecologia não deve ser seu enquadramento evidente em um dos paradigmas atuais dessa ciência<sup>6</sup>.

## 2.2 Ecologia política e ambientalismo

Para Worster (1985) o início da ecologia se situa no século XVIII, época na qual ele postula uma divisão entre “arcádicos” e “imperialistas”. Os arcádicos, simbolizados por Gilbert White (1720-1793)<sup>7</sup> e Alexander von Humboldt (1769-1859), tinham a ecologia como conhecimento que promoveria a vida humana harmonicamente inserida em uma natureza em equilíbrio. Os “imperialistas”, protagonizados por Carl Linnaeus (1707-1778), desenvolveram uma ciência destinada a conquistar e controlar a natureza; veja-se especialmente Linnaeus ([1791], 1977).

Essa distinção, questionada como representação dos caminhos de desenvolvimento da ecologia (McIntosh, 1985, pp. 15-17), também é mapeada como contraste entre um paradigma holístico (arcádico) e outro reducionista (ou mecanicista) na ecologia (Mitman, 1992, p. 211). Dessas vertentes científicas, a ecologia de feição holística, como a ecologia de ecossistemas (cf. Odum, 1977) é mais afim de movimentos ambientalistas e frequentemente invocada como sustentação

---

<sup>6</sup> Notando-se as dificuldades inerentes ao conceito de paradigma, ver Kuhn (1970).

<sup>7</sup> Pároco inglês, autor da *Natural History of Selborne*, que se tornou o mais popular e influente livro sobre história natural britânica nos séculos XVIII e XIX.

da ecologia política (Worster, 1985; Kingsland, 2005). Essas relações são intrincadas e têm maior importância no desenvolvimento da ecologia do século XX do que no período considerado nesse texto. Note-se, porém, as preocupações ambientalistas que afloravam já no Brasil imperial e que serão mencionadas mais à frente.

### 3 CIÊNCIA COLONIAL, CIÊNCIA PERIFÉRICA

Um artigo muito influente de George Basalla (1967) representa bem uma visão da ciência de países periféricos como cópia imperfeita da ciência de países centrais, tida implicitamente como universal. A periferia abrange ex-colônias da Europa Ocidental (das quais esse autor norte-americano exclui os Estados Unidos, evidentemente). Basalla propôs uma progressão, em cuja fase inicial a sociedade ou nação não-científica é um território de coletas e observações, levadas para os países europeus para serem ordenadas e incorporadas. A fase 2 é a da ciência colonial propriamente dita. Cientistas imigrantes ou nativos realizam pesquisas científicas na colônia ou no novo país, guiados sempre pela formação, literatura e instrumental que obtiveram na Europa. A fase 3 “completa o ciclo de transplantação [sic] com o esforço de alcançar uma tradição ou cultura científica independente” (Basalla, 1967, p. 611). Basalla vê os territórios coloniais como campo aberto para o cientista europeu aplicar seu conhecimento avançado, mesmo em regiões já ocupadas por civilizações antigas, algumas com tradições científicas próprias, como Índia e China<sup>8</sup>.

Essa visão, podemos dizer colonialista, da ciência colonial foi contestada em concepções alternativas, também discordantes entre si. Alice Conklin resume elegantemente diferentes representações de ciência colonial:

Para muitos historiadores, o termo “ciência colonial” se refere implicitamente a qualquer conhecimento científico produzido nos países

---

<sup>8</sup> O retardamento da ciência colonial latino-americana, para Basalla, deve-se entre outras razões ao escasso desenvolvimento da ciência moderna na Espanha e Portugal. A ciência brasileira “teve maior ímpeto somente durante o hiato do domínio português quando os holandeses [...] expuseram a colônia à plena influência da cultura da Europa ocidental” (Basalla, 1967, p. 614).

coloniais, geralmente por profissionais treinados na metrópole. Outros historiadores [...] destacaram o papel que os administradores coloniais tiveram em criar novas formas de conhecimento científico que depois retornava para a Europa; ainda outros estudiosos exploraram as maneiras em que indivíduos subalternos adotaram aspectos do conhecimento colonial somente para adaptá-los aos seus próprios objetivos. Por sua vez, críticos pós-coloniais sustentaram que, de modo geral, os mesmos processos violentos que produziram o poder colonial também produziram conhecimento científico. Esses críticos [...] deram menos atenção ao modo em que especialistas instrumentalizaram o conhecimento em condições específicas, ou às consequências não-intencionais da pesquisa científica desenvolvida no âmbito das relações de poder assimétricas dos impérios coloniais. (Conklin, 2013)

Para a ecologia, tal como as ciências biológicas e médicas em geral, o problema da ciência colonial (no sentido de dependência cultural e econômica, mais do que no geopolítico) é mais importante do que para outros campos científicos cujos objetos são menos locais (como a física ou matemática, por exemplo). Basalla (1967) ignora, por completo, que a ciência europeia se nutriu da história natural apreendida dos guias e informantes nativos que acompanhavam os naturalistas europeus (Lewinsohn *et al*, 1991; Moreira, 2002). Ao transcreverem os nomes nativos de plantas e animais desconhecidos, incorporam implicitamente regras de relação e afinidade que representam um sistema de classificação próprio, o que obrigou os cientistas europeus a revisar profundamente seu próprio sistema de classificação. Portanto, a ciência elaborada na Europa, notadamente nas ciências biológicas, não se instala nas colônias para ocupar um vácuo de conhecimento, nem para desalojar sistemas etnocientíficos primitivos, mas é ela própria posta em xeque por dados e questões inesperados, dos quais tem que dar conta. A ciência do Novo Mundo deve ser aferida por outros critérios além de seu grau de aderência aos modelos científicos das matrizes europeias.

#### **4 RECORTES HISTÓRICOS NA ECOLOGIA NO BRASIL**

Desde o período colonial até o presente, dois eventos servirão para recortar fases distintas no desenvolvimento da ecologia brasileira.



O primeiro é o aparecimento de cientistas que se identificam como ecólogos. Como mencionado acima, nas primeiras décadas do século XX fundaram-se na Europa e Estados Unidos as primeiras sociedades que reuniam esses cientistas, e com elas os periódicos em que podiam publicar seus trabalhos e compartilhá-los nessa comunidade científica incipiente.

No Brasil, a partir da década de 1920 encontramos o termo ecologia em algumas publicações, e ocasionalmente também aplicado a alguns cientistas<sup>9</sup>. A difusão desse novo campo da ciência, com contornos ainda bastante imprecisos, deu-se gradualmente até que, em 1940 se formou um primeiro grupo de pesquisa em ecologia vegetal na Universidade de São Paulo (USP) (Ferri [1955], 1994).

O segundo divisor ocorre no esteio da reforma universitária brasileira de 1968, quando foram criadas novas unidades de ensino e pesquisa, e as antigas cátedras foram substituídas por departamentos (Fávero, 2006). Nesse período os cursos de História Natural das Faculdades de Filosofia, Ciências e Letras, destinados principalmente à formação de professores do ensino médio, foram trocados por novas licenciaturas e bacharelados em biologia, que incluíam disciplinas ou mesmo especializações em ecologia.

O maior salto de expansão da ciência ecológica no Brasil se deu com a fundação de cursos de pós-graduação em ecologia, iniciados em 1976 (Lewinsohn, 2006). Desde os anos 1990, a ecologia brasileira está amplamente institucionalizada, com um número importante de pesquisadores ativos identificados como ecólogos, e uma produção acadêmica que também cresce acentuadamente (Scarano, 2007).

Tendo isso em vista, historiar a ecologia recente e contemporânea, no Brasil, é uma tarefa mais praticável, por estar amplamente documentada em publicações, históricos institucionais e na memória de participantes que seguem em atividade; tarefa muito distinta da reconstrução das origens e desenvolvimento inicial da ecologia. É no período inicial, até o fim do século XIX, que se concentra o restante deste texto.

---

<sup>9</sup> Ver a seção seguinte.

## 5 HISTORIOGRAFIA DA ECOLOGIA BRASILEIRA

### 5.1 História da ecologia na literatura brasileira

A historiografia da ciência ecológica brasileira é, até o momento, bastante limitada e precária.

Em textos sobre a história de ciências no Brasil encontram-se poucos elementos substanciais. Cândido de Mello Leitão, biólogo do Museu Nacional da primeira metade do século XX, tratou de naturalistas e viajantes estrangeiros no Brasil em vários livros. Quando publicou sua obra mais abrangente, *A Biologia no Brasil* (Mello-Leitão, 1937) o termo ecologia já era corrente, e ele aparece seis vezes, porém sempre casualmente: adjetivando um diretor do Museu Goeldi, Carlos Estevão de Oliveira, etnólogo e “ecologista de alma” (Mello-Leitão, 1937, p. 190); citando “um livro de ecologia”, não identificado, na relação das obras de Hermann von Ihering (1850-1930), primeiro diretor do Museu Paulista (p. 243), ou as “contribuições ecológicas e taxonômicas” de Olivério de Oliveira Pinto (1896-1981) sobre aves. Nesse livro, a ecologia não conta com uma seção ou capítulo próprio, como a zoologia, botânica, antropologia, anatomia e fisiologia. Portanto, para Mello-Leitão (1937) a ecologia não tem status de disciplina, e os trabalhos que cita não avançam além das observações de história natural.

Na compilação *As Ciências no Brasil*, organizada por Fernando de Azevedo, as ciências biológicas são tratadas em capítulos sobre zoologia, botânica e biologia (Azevedo [1955], 1994). O capítulo de biologia mescla seções sobre indivíduos, instituições e áreas de pesquisa (Martins [1955], 1994); entre elas, a genética aparece, mas a ecologia não – embora já estivesse representada então em algumas instituições, como o Serviço de Ecologia da Seção de Botânica do Museu Nacional. Fritz Müller (1821-1897) ganha relevo nesse capítulo pela amplitude de sua produção, que inclui anotações de “fatos ecológicos às centenas”, com destaque a suas contribuições para a biologia evolutiva e filogenia, mais conhecidas (Martins [1955], 1994, pp. 238-242).

Os capítulos sobre história da botânica e da zoologia (Azevedo, [1955], 1994, vol. 2, pp. 109-232) são narrativas biográficas, com algumas notas sobre instituições de pesquisa ou ensino. Na história da botânica, Ferri menciona de passagem *Lagoa Santa*, de Eugenius

Warming, como a obra pioneira de uma disciplina que “de então para cá muito se desenvolveu e que hoje ocupa lugar de destaque entre as ciências naturais – a ecologia” (Ferri [1955], 1994, p. 194); ressalta também Felix Rawitscher (1890-1957), fundador do Departamento de Botânica da USP em 1934, como autor e orientador de pesquisas em ecologia (*ibid.*, pp. 214-216).

Mário Guimarães Ferri é também autor do primeiro texto denominado “História da ecologia no Brasil”, na coletânea que organizou com Shozo Motoyama (Ferri, 1980a). Porém, após anunciar que trataria “em especial do desenvolvimento da Ecologia Vegetal, primeiro por ser essa a nossa especialidade, segundo, porque esta teve no Brasil início anterior e progresso maior que a Ecologia Animal” (Ferri, 1980a, p. 310), o texto arrola quase que apenas seus próprios trabalhos e os de seus colaboradores, e Rawitscher, seu antigo orientador, e seus próprios orientados na USP. Outros pesquisadores são mencionados erraticamente, sem citar trabalhos, ou então com erros importantes. Assim, o livro pioneiro de ecologia animal de Elton (1927) é confundido com *etologia* animal:

[...] disciplina que deve ser considerada de natureza ecológica, pois estuda o comportamento dos animais, que é influenciado pelo ambiente em que se encontram. (Ferri, 1980a, p. 314)

O autor conclui o capítulo defensivamente:

Sei que me cabia fazer um relato do desenvolvimento da Ecologia no Brasil. Mas o ecólogo, ainda que por formação e por vivência multidisciplinares tenha que ser abrangente, dedica-se mais a um campo que a outros. Como botânico, dei maior ênfase, obviamente, ao que me é mais familiar – a Ecologia de formações vegetais terrestres; e, dentro deste campo, aos trabalhos que melhor conheço.

O presente relato não tem a pretensão de ser exaustivo. Mas, de outro lado, julgamos que não seria de grande interesse fazê-lo como tal e sim como uma exposição que permitisse conhecer a história do desenvolvimento da Ecologia entre nós, bem como os principais trabalhos realizados. (Ferri, 1980a, p. 336)

Há que reparar, no entanto, que a ecologia de formações vegetais terrestres incluía, antes de 1980, trabalhos substanciais de outros pesquisadores que não constaram desse texto, como, por exemplo, Hen-

rique P. Velloso (1917-2003) e Carlos T. Rizzini (1921-1992), do Rio de Janeiro. Curiosamente, ambos (e outros mais) são citados como pesquisadores em ecologia no capítulo sobre Botânica no mesmo volume e do mesmo autor (Ferri, 1980b, p. 75). Um como outro, esses capítulos ficam bastante aquém do histórico de botânica redigido por Ferri 25 anos antes (Ferri [1955], 1994).

Ávila-Pires e Aragão (1994) se propuseram, conforme seu título, a revisar “A Ecologia no Brasil na primeira metade do século XX”. Trata-se, na realidade, da combinação de um breve texto de Fernando Ávila-Pires: “A ecologia até 1960 – a contribuição brasileira”, com uma bibliografia, anotada por Mário Aragão, de trabalhos sobre ecologia no Instituto Oswaldo Cruz, publicados em sua maioria nas *Memórias* desse Instituto. Tal como Ferri (1980a), eles abrangem somente parte da ecologia brasileira no período enfocado; se Ferri ignorou essencialmente a ecologia carioca, os paulistas quase não aparecem no texto de Ávila-Pires (Ávila-Pires & Aragão, 1994, pp. 9-23). Embora breve e desigual, esse texto chama a atenção sobre alguns naturalistas e pesquisadores pouco conhecidos. Por sua vez, a compilação bibliográfica de Mário Aragão contém anotações úteis, mas não segue um critério para o que seja uma contribuição à pesquisa ecológica. Assim, os trabalhos de “ecólogos profissionais do porte de Oliveira Castro e Henrique Veloso” (*ibid.*, p. 25), são misturados a muitas publicações em que a ecologia se resume a anotações sobre ciclos de vida e hábitos de vetores ou hospedeiros alternativos de doenças infecciosas.

Estudos mais recentes sobre a história da ciência brasileira (por exemplo, Motoyama, 2004) não dão atenção à ecologia. Schwartzman ([2001], 2015) não incluiu ecólogos entre os 72 cientistas entrevistados em 1979 para caracterizar a comunidade científica brasileira.

Outras contribuições sobre temas mais específicos, que não enfatizam explicitamente a ecologia, oferecem elementos relevantes para sua história. São exemplos a investigação abrangente de Lopes (1997) sobre os primeiros museus brasileiros, criados no século XIX, e os estudos de Prestes (2000) e Kury (2001) sobre a História Natural no Brasil colonial e imperial.

Por fim, as primeiras preocupações com a conservação da natureza brasileira são examinadas e analisadas numa série crescente de estudos e abordagens, exemplificados por Pádua (2002) e Franco e

Drummond (2009b). A ciência ecológica, sem ser sinônima da conservação, sobrepõe-se amplamente com ela, com relações intrincadas de influências e subsídios recíprocos. Tais relações também se estendem aos movimentos ambientalistas que se organizaram no país a partir dos anos 1960, cujas lideranças incluíram alguns cientistas de diferentes áreas e formações (veja-se, por exemplo, Viola, 1987 e as entrevistas em Urban, 1998).

## 5.2 O Brasil na historiografia internacional da ecologia

Na literatura internacional sobre a história da ecologia, que se expandiu muito desde os anos 1980 (por exemplo McIntosh, 1985; Acot, 1988; Hagen, 1992; Mitman, 1992; Bowler, 1993; Kingsland, 2005; Nyhart, 2009), o Brasil, quando mencionado, aparece como terreno de exploração de naturalistas estrangeiros, em especial Charles Darwin (1809-1882) e Henry Bates (1825-1892), ou de atuação de alguns cientistas que aqui residiram, com destaque para Fritz Müller e Eugenius Warming.

Nos 55 fascículos da *History of ecological sciences* publicados até 2015 (Egerton, 2001-2015), o Brasil é mencionado em 12. A passagem de Darwin, e algumas de suas anotações gerais sobre o Brasil, são citadas (*ibid.*, pte. 37); outros naturalistas viajantes citados incluem Maximiliano príncipe de Wied-Neuwied (1872-1867) (*ibid.*, pte. 38A), Henry Bates e Alfred Wallace (1823-1913) (*ibid.*, pte. 41). Ganham menção doenças infecciosas descritas, ou contraídas, por estrangeiros no Brasil (como o português Aleixo de Abreu (1568-1630) (*ibid.*, pte. 17). Os botânicos Eugenius Warming e Andreas Schimper (1856-1901) tiveram passagem prolongada no Brasil, o que influenciou seus trabalhos pioneiros da ecologia vegetal (*ibid.*, pte. 48). No fascículo que sintetiza o advento da ecologia fora dos grandes centros científicos, a ecologia no Brasil é brevemente descrita (Egerton, 2015, pp. 259-264), destacando outra vez mais os naturalistas estrangeiros. Além deles, com base em Franco e Drummond (2008; 2009a) são citados avulsamente alguns zoólogos e botânicos do século XX, ressaltando as obras biogeográficas de Alberto Sampaio e Cândido Mello Leitão.

## 6 PREDECESSORES

### 6.1 História natural no período colonial

O Brasil conta com uma ampla e dispersa literatura de história natural anotada por religiosos, cronistas, historiadores, proprietários, além de naturalistas propriamente ditos, a começar por Georg Marcgraf (1610-1648) e Willem Piso (1611-1678), que acompanharam Maurício de Nassau na ocupação holandesa do Nordeste (Piso & Marcgraf, 1648).

Indiquei anteriormente que a história natural informada por habitantes nativos representou bem mais do que matéria bruta que, junto com os muitos espécimes coletados, deveria ser enviada à Europa para ser lapidada e incorporada à ciência. Um exemplo emblemático é a seguinte observação de Ambrósio Brandão (1555-1618) que, para além de pitoresca, denota claramente uma função adaptativa na seleção de locais de nidificação, próximos a ninhos de abelhas:

[... um] pássaro chamado pelo nome da terra guarainguetá [...] tem tão grande amor aos filhos, que, para os não furtarem, vai lavar o seu ninho de ordinário a par de alguma toca, aonde as abelhas lavram mel, as quais, por esta maneira, lhe ficam servindo de guardas dos filhos, porque, como todos arreceiam de se avizinhar a elas, temendo o seu áspero aguilhão, ficam os filhos livres de perigo. (Brandão [1618], 1956)<sup>10</sup>

Na extensa literatura de história natural brasileira, exemplos como esse, cuja relevância para a ecologia é muito clara, serão mais exceção que regra. As crônicas gerais e relatos de viajantes demandam uma revisão criteriosa para identificar contribuições à protoecologia. Até mesmo os naturalistas cuja formação médica incluía treinamento de observação minuciosa e sistemática, seguiam práticas usuais de mesclar observações próprias ou de informantes nativos com transcrições

---

<sup>10</sup> Guaratinga é garça branca, guara[t]inguetá reunião de garças brancas. Pinto ([1955], 1994, p.115) refere este trecho como “o hábito, assaz curioso, de certos pássaros, como o guaxe, de localizar os ninhos na vizinhança de casas de marimbondos”, porém omite o caráter de defesa dessa associação interespecífica, relatada como simples curiosidade. Note que Pinto substitui a garça mencionada por Brandão por outras espécies, que ele próprio terá observado no campo.

de autoridades escolásticas, com resultados que hoje parecem bizarros. Assim, Piso ([1658], 1957, p. 656) aconselha o leitor a “obedecer ao critério dos sentidos e não à opinião popular, fabricante de fábulas”, entendendo-se daí que observações próprias devam prevalecer sobre crendices. Confronte-se esse conselho com a seguinte observação relatada:

[o louva-a-deus na primavera] abandona a vida sensitiva e, mudando-se durante algum tempo em planta, murcha, enfim, como os outros vegetais [...]; a princípio se fixam na terra; depois sobrevivendo a umidade requerida, saem as raízes, que se enterram, e assim, a pouco e pouco, em breve tempo se transformam de todo. As vezes só a parte inferior do corpo toma a natureza e aspecto de planta, ficando a parte superior móvel por algum tempo como dantes, até que, enfim, todo o inseto paulatinamente se transforma, e o que foi sensitivo torna-se vegetativo; como se a natureza, operando sucessivamente e com perpétuo movimento, completasse um círculo sobre si mesma. Apresentaria de mui bom grado esta planta ao curioso leitor; mas por causa dos vários danos do tempo e da viagem não pude executar o meu desejo. (Piso, [1658] 1957, pp. 654-656)<sup>11</sup>

Ainda no fim do século XVIII, naturalistas variavam na aplicação do método científico. Mesmo um naturalista com sólida formação, como Alexandre Rodrigues Ferreira, não empregou métodos ou medidas consistentes, nem sequer a classificação lineana, nas descrições de fauna e flora amazônica, constantes da *Viagem Filosófica* para a qual foi comissionado pela Coroa portuguesa (Prestes, 2000, pp. 80-93).

## 6.2 Naturalistas viajantes do século XIX

Até a transferência da Corte portuguesa, o Brasil era refratário à visitação por observadores e naturalistas estrangeiros. O mais notável

---

<sup>11</sup> Na primeira versão (Piso & Marcgraf, 1648), Marcgraf apresentou apenas uma descrição morfológica e gravura de louva-a-deus; o trecho citado foi portanto acrescentado por Piso na edição posterior. Piso também refere autoridades para essa transmutação: “Além de Plínio, muitos [autores] digníssimos de confiança afirmaram unanimemente que o mesmo acontecia no Egito” (loc. cit). No entanto, não encontrei em Plínio o Velho ([77], 1949-1954, lv. XI) qualquer referência a louva-a-deus ou a esta transmutação.

cientista a viajar extensamente na América do Sul, Alexander von Humboldt, teve sua entrada no Brasil em 1800 negada por ordem do governo português (Mello-Leitão, 1941, p. 224; há referências até a uma possível ordem de prisão expedida contra ele).

A partir de 1808, há uma sucessão de viagens prolongadas com propósitos científicos, que se estendem por mais de meio século. As expedições mais produtivas incluem as de Johann von Spix (1781-1826) e Carl Philipp von Martius (1794-1868) entre 1817 e 1820; Johann Natterer (1787-1843) entre 1817 e 1834; Maximilian Wied-Neuwied entre 1815 e 1817; Auguste de Saint-Hilaire (1779-1853) entre 1816 e 1822 e Georg (ou Grigori) barão de Langsdorff (1774-1852) entre 1825 e 1829, promovidas ou patrocinadas por governos ou aristocratas europeus (Mello-Leitão, 1941). Entre os naturalistas que percorreram o Brasil por iniciativa própria, destacam-se Bates e Wallace que, a partir de 1848, permaneceram respectivamente quatro e onze anos na Amazônia. O principal objetivo de todas essas viagens era formar coleções zoológicas e botânicas, remetidas para museus ou colecionadores europeus e, mais tarde, também para os Estados Unidos.

Seguindo a tradição da literatura de viagem, muito popular desde o século XVII, esses naturalistas publicaram relatos em que misturam anotações políticas, econômicas, sociais, etnográficas e puramente anedóticas com descrições e observações de história natural e registros de coletas (Kury, 2001)<sup>12</sup>. Os relatos incluem anotações sobre ambientes e, especialmente em Martius e Saint-Hilaire, a preocupação em organizar e classificar a biogeografia das regiões percorridas. Fora isto, há poucas anotações que chamem a atenção para fenômenos ou questões ecológicas.

---

<sup>12</sup> Essa literatura é demasiado extensa para ser citada aqui. A maior parte foi publicada em tradução na coleção Brasileira da Companhia Editora Nacional (parcialmente digitalizada e disponível em <<http://www.brasiliana.com.br/>>) e/ou na coleção Reconquista do Brasil, coeditada pela Editora Itatiaia e a Editora da USP.



Uma exceção notável é Darwin, que permaneceu quatro meses no Brasil durante a circum-navegação do *Beagle*. Ainda desconhecido, com 23 anos em 1832, Darwin percorreu as baixadas e serras litorâneas no entorno do Rio de Janeiro fazendo observações e coletas descompromissadas. Apesar do período curto e âmbito limitado, em comparação com as expedições acima citadas, seu diário de viagem vai além das comparações costumeiras de coletores quanto à variedade de diferentes organismos no Novo e o Velho Mundo. Ao notar que os besouros carabídeos são muito escassos nos trópicos (das 68 espécies de coleópteros coletadas em um dia, somente duas eram de carabídeos), atento a sua importância funcional como predadores na Europa, Darwin pergunta: “será que as aranhas e himenópteros rapiantes, extremamente numerosos, ocupam [no Brasil] o lugar dos besouros carnívoros?” (Darwin, 1845, p. 34). Ainda sobre os coleópteros, comenta que os Rincóforos<sup>13</sup> e Crisomelídeos:

[...] todos eles dependentes do mundo vegetal para subsistência, ocorrem em números prodigiosos. Não me refiro ao número de diferentes espécies, mas ao dos insetos individuais; pois é desse número que depende o caráter mais marcante da entomologia de diferentes países. (Darwin, 1845, p. 34)

Aqui, ele parece sugerir que a grande variedade de insetos herbívoros se vinculasse com a diversidade de plantas. Esse comentário denota também que a abundância de diferentes grupos seria mais importante que a diversidade de espécies; portanto, Darwin dá mais peso a uma caracterização funcional dos animais do que a seu perfil puramente faunístico.

Não é acaso que Wallace e Bates também se destaquem, entre os grandes naturalistas que percorreram o país, por perceberem problemas de evidente cunho ecológico: um, futuro formulador da teoria de seleção natural, independentemente de Darwin; o outro, descobridor nas borboletas amazônicas do mimetismo que leva seu nome. Para

---

<sup>13</sup> Hoje Curculionídeos.

isso, deve ter contribuído o avanço da ciência nos 30 anos que os separaram das grandes expedições ao Brasil e a familiaridade com seus predecessores.

## 7 INSTITUIÇÕES E PROBLEMAS CIENTÍFICOS NO BRASIL DO SÉCULO XIX

### 7.1 Instituições científicas

As primeiras instituições científicas brasileiras em que se poderia buscar investigações reconhecíveis como ecologia, antes que esta adquirisse uma identidade formal, incluem o Jardim Botânico (1808) e o Museu Nacional (1817), ambos fundados no Rio de Janeiro durante a estada de D. João VI, quando o Brasil colônia se viu subitamente elevado a sede da Coroa portuguesa (Lopes, 1997, p. 42). Na segunda metade do século XIX foram criados novos institutos de pesquisa com finalidades definidas, tais como o Instituto Agrônomo de Campinas (Nagamini, in Motoyama, 2004, cap. 2).

O Museu Nacional passou por várias reorganizações depois de sua fundação. A mais marcante, promovida por Ladislau Netto (1838-1894) em 1871, incluiu a contratação de *naturalistas viajantes* cuja incumbência principal era coletar espécimes para aumentar as coleções do museu (Lopes, 1997, p. 165). Dentre esses naturalistas, ressaltam-se Emilio Goeldi (1859-1917), futuro diretor do Museu Paraense que hoje tem seu nome; Hermann von Ihering, depois diretor-fundador do Museu Paulista; e Fritz Müller, residente em Blumenau. Os dois primeiros tiveram produção científica profusa, com relevância ocasional para a ecologia. Mas, dentre os naturalistas empregados pelo Museu Nacional, Fritz Müller se destaca pela formulação de questões ecológico-evolutivas claras e observações para elucidá-las. Além de detectar o mimetismo, hoje chamado mulleriano, pela convergência de aparência entre borboletas impalatáveis, ele calculou a vantagem numérica da espécie mais rara, sob predação proporcional, que resultaria em seleção para essa convergência (Müller, 1879, p. xxvii). Realizou também estudos notáveis sobre as interações mutualísticas entre formigas e homópteros membracídeos ou entre formigas e embaúbas (Martins [1955], 1994, pp. 238-242).

Fritz Müller destaca-se claramente entre os primeiros pesquisadores em ecologia do Brasil. Porém, apesar de sua estatura científica ser reconhecida por seus pares, como o diretor do Museu Nacional (Lopes, 1997, p. 192), ele publicou quase todos seus trabalhos na Europa e não formou novos pesquisadores. Com isso, suas linhas de pesquisa em ecologia ou evolução não tiveram continuidade em sua época no Brasil.

O primeiro periódico brasileiro a incluir regularmente notícias científicas foi o *Auxiliador da Indústria Nacional*<sup>14</sup>, produzido por uma sociedade civil, que atuou também como órgão consultivo do Estado. Era formada por membros do governo, proprietários rurais, empreendedores e cientistas das instituições incipientes. Publicado de 1833 a 1896, os artigos científicos do *Auxiliador* tratavam principalmente de temas aplicados, traduzidos ou escritos por brasileiros que recenseavam literatura, por exemplo, sobre técnicas agrícolas de culturas importantes como a cana. Os relatos de experiência própria raramente seguiam um plano que se pudesse considerar científico, segundo os padrões atuais.

Instituições de pesquisa passaram a produzir periódicos próprios a partir de 1870, quando muitas foram fundadas ou reestruturadas. O Imperial Instituto Fluminense de Agricultura, que durante sua existência incorporou o Jardim Botânico da capital, publicou a *Revista de Agricultura*<sup>15</sup> de 1870 a 1891. Os *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*<sup>16</sup> foram iniciados em 1876, seguidos pelo *Boletim do Museu Paraense de Historia Natural e Ethnografia*<sup>17</sup> em 1894 e pela *Revista do Museu Paulista*<sup>18</sup> em 1895. Esses periódicos se propunham a publicar preferencialmente estudos científicos originais produzidos por seus pró-

---

<sup>14</sup> Disponível em: <<http://hemerotecadigital.bn.br/acervo-digital/auxiliador-industria-nacional/302295>>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>15</sup> Disponível em: <<http://bndigital.bn.br/acervo-digital/revista-agricola-imperial-instituto-fluminense-agricultura/188409>>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>16</sup> Em parte disponível em: <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/6524>.

<sup>17</sup> Disponível em: <<http://bndigital.bn.br/acervo-digital/boletim-museu-paraense/424692>>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>18</sup> Disponível em: <<http://bndigital.bn.br/acervo-digital/revista-do-museu/145254>>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

prios quadros, mas, ao menos nos primeiros anos, tais trabalhos eram complementados por resenhas, comentários e artigos traduzidos.

Nos volumes dessas publicações do século XIX, assim como nos relatos dos naturalistas viajantes, há informações específicas sobre a ocorrência de plantas nativas exploráveis, ou das condições ambientais para culturas nativas ou introduzidas. Porém, à primeira vista, não se notam trabalhos de maior abrangência para a ecologia, com exceções abaixo exemplificadas. Na “Advertencia” ao primeiro número dos *Archivos do Museu Nacional*, o diretor do Museu, Ladislau de Souza Mello Netto (1838-1894), anunciava que a instituição “em sua nova e auspiciosa constituição se prepara a vincular-se d’ora por diante aos gremios científicos e aos congressos da civilização” (Netto, 1876, p. sem número). De fato, a lista de “Membros Correspondentes do Museu Nacional” que precede o fascículo, incluía “Affonso de Candolle<sup>19</sup>, Carlos Darwin, e Eugenio Warming”, entre os que poderiam ter trazido aportes com conteúdo ecológico. Porém, não há indício que algum deles tivesse contribuído com textos, recomendações ou avaliações para o Museu ou seu periódico científico. Fritz Müller, nas poucas contribuições à revista do Museu a que estava afiliado, traz de passagem uma relação de organismos que vivem em bromélias (Müller, 1881, pp. 33-34) e outras anotações ecológicas inseridas em trabalhos com descrições taxonômicas ou morfológicas. No entanto, suas contribuições importantes para a ecologia foram publicadas em periódicos alemães, americanos ou ingleses (alguns na revista *Nature*, traduzidos por Darwin).

Exceções há, e um trabalho a notar é o de Erich Wasmann (1859-1931), que publicou no *Boletim do Museu Paraense* o primeiro de sua importante série de estudos sobre espécies que vivem em formigueiros e cupinzeiros e a natureza dessas associações interespecíficas (Wasmann, 1896).

## 7.2 Aclimação e geografia de plantas

O interesse por plantas cultiváveis, mais especialmente pelo traslado de espécies de valor comercial, foi motivador para estudos de

---

<sup>19</sup> Alphonse Pyramus de Candolle (1806-1893).

sua ecologia. A crescente translocação de plantas entre regiões, colônias ou continentes envolvia a avaliação de condições ambientais em que essas espécies ocorriam originalmente ou se desenvolviam melhor.

Manuel Arruda da Câmara (1752-1810), talvez o mais influente naturalista brasileiro ao final do período colonial, destacou a importância de avaliar clima e solo de plantas em suas regiões de origem, num texto em que justificava a criação de jardins botânicos para aclimatar plantas destinadas ao plantio comercial ou ornamental (Câmara, 1810; Prestes, 2000, pp. 108-123). A função de “jardim de aclimação”, junto com o reconhecimento e a reprodução dos produtos nativos que poderiam ser propagados ou exportados, foram as razões para fundar os primeiros Jardins Botânicos do Brasil, no Pará em 1796 e no Rio de Janeiro em 1808 (Rodrigues, 1894, p. III; Lopes, 1997, p. 37; Dean, 1991).

A geografia de plantas compreendeu, pois, desde seu início, uma aplicação econômica e estética. A este objetivo, aliou-se outro: a classificação de regiões fitogeográficas em diferentes continentes, iniciada por Humboldt com base em suas observações na América do Sul. Essa classificação buscava reconhecer comunidades vegetais distintas e, por um lado, determinar as condições fisiográficas – clima, solo, topografia – em que ocorriam; por outro, examinar as equivalências florísticas ou estruturais entre tais comunidades em continentes distintos.

No decorrer do século XIX, cientistas europeus utilizaram observações e experimentos para reconhecer a variação das condições ótimas das espécies vegetais em diferentes partes de sua área de distribuição geográfica. Augustin Pyramus de Candolle (1778-1841), pai de Alphonse de Candolle, já caracterizava a especificidade e afinidades de habitat (*stations*) e de áreas de distribuição (*habitations*) de diferentes espécies (Candolle, 1820, pp. 383-422). A composição florística local, notadamente a razão de espécies por gênero nas comunidades locais, decorria de que:

Todas as plantas de uma região [ou] localidade estão *em estado de guerra* entre si. Todas são dotadas de meios mais ou menos eficazes de reprodução e de nutrição. As primeiras a se estabelecer numa localidade tendem, pela ocupação do espaço, a excluir outras espécies; [...] as

mais fecundas tendem a tomar conta do espaço que poderia ser ocupado por outras que se reproduzem com mais dificuldade. Nessa *luta perpétua* se passam dois fenômenos: (1) algumas plantas [...] requerem certas condições de existência; (2) as condições de existência de cada espécie não são rigorosamente fixas [...]. (Candolle, 1820, p. 384; sem ênfase no original)

Há aqui um modelo ecológico claramente dinâmico baseado em processos populacionais, o qual se contrapõe ao conceito de equilíbrio estático das espécies que, para Lineu, assegurava a economia da natureza (Linnaeus, [1791], 1977). Outros elementos foram incorporados por Candolle filho a este modelo dinâmico da natureza, tais como a influência de animais herbívoros ou de invasões por plantas exóticas na substituição sucessional de espécies nativas (Candolle, 1855; citado em Dajoz, 1984, pp. 41-42). Assim, bem antes da ecologia estabelecer-se formalmente, em diversos temas havia aportes substanciais que desenham um primeiro quadro teórico reconhecível.

Candolle e Warming eram citados nos periódicos brasileiros, porém quase sempre como autoridades taxonômicas para a descrição ou ocorrência de plantas ou então para condições de seu cultivo. Seus ensaios de caráter ecológico tiveram influência pouco perceptível. Por isso, chama a atenção o artigo de Moreira (1867) que se propôs a estimar o número de espécies vegetais no mundo, citando o aumento progressivo de estimativas anteriores, entre elas a de Candolle (56.000 espécies). Moreira elencou regiões, na maioria tropicais, como a Amazônia, cuja flora era ainda quase desconhecida. Cruzando o número de espécies descritas em regiões bem estudadas, com proporções de espécies em famílias mais importantes, estimou a flora fanerogâmica mundial em 240 mil espécies, e as criptógamas (que incluíam fungos) em 260 mil<sup>20</sup>. Moreira, chefe da Seção de Botânica do Museu Nacional, não indicou outro objetivo para esse exercício além do interesse em geografia vegetal.

O interesse em fitogeografia se expressou também nos inventários florísticos de novas regiões; assim, a proporção de espécies em dife-

---

<sup>20</sup> Essa estimativa não fica longe das atuais, que são da ordem de 300 até 450 mil para todas as plantas, sem incluir os fungos, que devem superar 1,5 milhão de espécies (Lewinsohn & Prado, 2005, p. 623).

rentes famílias de plantas na Amazônia é comparado com o de outras formações vegetais, incluindo o cerrado estudado por Warming (Huber, 1898, pp. 318-320). Ao descrever a vegetação do litoral da Guiana, Huber (1896) vai além da florística: busca caracterizar diferentes fisionomias e as adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas a condições ambientais particulares, tal como Warming (1908) fizera em Lagoa Santa.

### 7.3 Salubridade, epidemias, conservação

Doenças infecciosas, especialmente as que assumem proporções epidêmicas, ao serem reconhecidas como problemas de saúde pública demandam a investigação cuidadosa das condições ambientais em que se estabelecem ou propagam mais intensamente. Mais que isso; até se descobrirem e comprovarem os seus agentes etiológicos microbianos a partir dos anos 1860 (Lederberg, 2000), o ambiente era suspeito de causar diretamente essas doenças, como sugere o nome *malária* (ar ruim ou insalubre em italiano).

No Brasil, doenças como varíola, tifo, malária e febre amarela figuraram entre os principais alvos de investigação de médicos e outros cientistas nas instituições incipientes do Império. Uma epidemia de febre amarela causou milhares de mortes em diversas províncias, a partir de 1849. No Rio de Janeiro, apenas no verão de 1850 foram registradas 4.160 mortes, 4,6% do total estimado de doentes e mais de 25% dos internados em hospitais (Rego, 1851, pp. 147, 159).

Por não conhecer seu agente microbiano ou a transmissão por mosquitos, debatia-se vivamente se a febre amarela seria *contagiosa* (“que se comunica de individuo a individuo por um virus fixo ou volátil, susceptível de ser disseminado no ar ambiente”) ou *infecciosa* (“que depende de causas locais, que não estende sua influencia além das localidades onde aparece, e que é o resultado de um miasma, substancia até hoje desconhecida”; Rego, 1851, p. 53). Com base em observações e experimentos de contato com doentes e de autoinoculação, os cientistas inferiram que:

[...] a febre amarella se não póde transmittir por contacto mediato nem immediato; que só tem origem em causas locais; que é um envenenamento miasmatico dependente do calor intenso, da infecção

marítima, de alteração no estado electrico e hygrometrico da atmosfera, &c. (Rego, 1851, p. 54)

Assim, as condições ambientais eram tidas como determinantes do âmbito (nesse caso, predominantemente urbano), propagação e virulência da moléstia. Segue-se daí a priorização da higiene e saneamento públicos para conter tais epidemias. As medidas recomendadas pela “Junta de Hygiene Publica” para o Rio de Janeiro de então soam familiares, mais de 150 anos depois, quando o Brasil está enredado em epidemias de dengue e outras viroses transmitidas pelo mesmo *Aedes aegypti* que propagava a febre amarela<sup>21</sup>. Elas incluem a canalização de esgotos; emissários oceânicos para dejetos; aterros para carcaças de animais e lixo orgânico; taludes de proteção de praias e cais; lavagem regular de vias públicas (Cândido, 1851, pp. 4-8).

De grande interesse são as recomendações para melhorar o abastecimento de água, no qual a arborização teria papel estratégico. Da vegetação depende o volume e qualidade e perenidade da água canalizada das serras para a população urbana. Para assegurar esse suprimento, a Junta de Higiene Pública recomendou que todos os terrenos acima das captações da Carioca e Tijuca e 100 braças (220 m) abaixo delas fossem adquiridos para domínio público para manter ou restabelecer a cobertura vegetal (Cândido, 1851, p. 11). Essa proposta viria a ser implementada, dez anos depois, com a aquisição e destinação de áreas para restauração na atual Floresta da Tijuca (Heynemann, 1995).

Além de assegurar o suprimento de água, a vegetação era um elemento essencial de salubridade. Surpreendentemente, a Junta preocupou-se com o gás carbônico emitido pelos habitantes, seus animais e por outras atividades. A emissão anual per capita foi estimada em 83 mil gramas de carbono; a população projetada de 300.000 habitantes<sup>22</sup> expeliria 25.000 toneladas de carbono por ano, acrescidas em 50% pela respiração animal e outras atividades, totalizando 37.500 toneladas anuais. Para contrabalançar essa emissão, os autores supõem a captação anual de 4,8 toneladas de carbono por hectare vege-

---

<sup>21</sup> A transmissão por mosquitos só foi proposta em 1881 pelo médico cubano Carlos Finlay, e comprovada experimentalmente em 1900.

<sup>22</sup> A população do Rio de Janeiro em 1850 era de 266 mil habitantes (Rego, 1851).



tado. Assim, estimaram em 5.625 hectares a área verde requerida para o Rio de Janeiro (Cândido, 1851, p. 9-10)<sup>23</sup>.

A área vegetal estimada para neutralizar o carbono da cidade não pode ser comparada diretamente com valores de hoje, em que a emissão per capita é dominada pela queima de combustíveis fósseis e atividades industriais. Também não pode ser equiparada a recomendações atuais de áreas verdes urbanas; a título de curiosidade, a área verde proposta pela Junta de Higiene equivalia a 187 m<sup>2</sup> por habitante, 20 vezes a área mínima recomendada hoje pela Organização Mundial de Saúde por razões de salubridade.

Em todo caso, é notável a proposição de uma política pública para a cidade do Rio de Janeiro atingir a marca de Carbono Zero – isto, em meados do século XIX.

A intenção utilitária da conservação ou restauração da vegetação nessa proposta é bem evidente. Nisto, ela ressoa perfeitamente com a sequência de autores, a começar com José Bonifácio de Andrada (1763-1838), que denunciavam o caráter destrutivo do desmatamento e das práticas agrícolas desde o período colonial, e que exigiam iniciativas que revertessem esses processos de modo a preservar estoques do patrimônio natural, como madeira de qualidade, para manter a qualidade produtiva das terras cultivadas e assegurar a salubridade da água e dos ambientes habitados (Pádua, 2002).

## 8 CONCLUSÕES

Nos primórdios da ciência brasileira, desde a Colônia até o Império, encontramos textos que, precedendo a formação da ecologia como disciplina, se inserem claramente em seu campo de ideias. Mas são elementos esparsos e descontínuos, que não bastam para prefigu-

---

<sup>23</sup> Não há indicação de fonte de dados ou base dos valores e cálculos apresentados. Os valores nas unidades originais são: 76,95 milhões de libras de carbono/ano de emissão; 8.284 libras capturadas por 90 mil pés quadrados de vegetação, resultando em 1,56 léguas quadradas. Conforme os fatores de conversão para unidades métricas, a estimativa de área verde total aumenta para 6.800 ou 7.800 hectares (Disponível em:

<[http://sistemas.mda.gov.br/arquivos\\_TABELA\\_MEDIDA\\_AGRARIA\\_NAO\\_DECIMAL.pdf](http://sistemas.mda.gov.br/arquivos_TABELA_MEDIDA_AGRARIA_NAO_DECIMAL.pdf)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

rar o domínio da nova ciência. Uma busca mais completa nos periódicos, relatórios e outros documentos de época deverá revelar outras contribuições, ainda desconhecidas, mas dificilmente mudarão essa apreciação da protoecologia brasileira.

Esse estado de coisas decorre de uma combinação de circunstâncias. Primeiro, num território de altíssima e desconhecida biodiversidade como o Brasil, prevaleceram inventários de história natural que mesclavam observações acuradas com narrativas fantásticas. Isso dificultou sua evolução para uma ciência com métodos bem estruturados, como ocorreu, no mesmo período, na geologia (Figueirôa, 1997).

Em segundo lugar, o autoreconhecimento da ecologia como uma disciplina distinta foi tardio e pressionado por não se enquadrar nas novas ciências biológicas do século XIX, em que a experimentação em laboratório era o único método admissível.

Por fim, a protoecologia reflete os processos e as condições em que a ciência brasileira tomou forma no decorrer daquele período, mesclando iniciativas individuais com instituições incipientes e vulneráveis aos humores da política da época, que por sua vez refletiam diferentes demandas e percepções econômicas e sociais. Em 1883, Orville Derby, geólogo com longa atuação no Brasil, fez um retrato da ciência brasileira de então na revista *Science*:

Por muito tempo, o que se tinha como ciência no Brasil era caracterizado pela falta quase completa de investigação; [...] é difícil achar alguma contribuição sólida tanto no campo das ciências naturais como nas físicas. Mesmo hoje em dia há muitas reputações sem base em um trabalho original de qualidade. Assim, o surgimento de um grupo, ainda que reduzido, de verdadeiros pesquisadores, demarca o início de uma nova era; e, embora esse início seja por enquanto bastante modesto [...] já se produziu o suficiente para demarcar o alvorecer de uma nova era plena de promessas para o futuro, caracterizada pelo estudo da natureza em lugar do estudo dos livros. (Derby, 1883, pp. 212-214)

Sem depreciar as singularidades da ciência no Brasil, o estado da ecologia em seus primórdios não é tão distinto do de outras colônias ou ex-colônias tropicais, em especial na América Latina (Egerton, 2015). Poderia ter ganho um ímpeto mais precoce, se os importantes

pioneiros da ecologia que passaram pelo Brasil, ou que aqui se estabeleceram, tivessem feito escola, ou então se as ciências correlatas tivessem amadurecido como áreas de pesquisa e formação profissional no século XIX. Como isso não ocorreu, a ciência ecológica brasileira somente viria a ganhar corpo no decorrer do século XX.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Jean Paul Metzger por me convidar para a aula inaugural do Programa de Ecologia da USP em 2013, obrigando-me a sistematizar leituras e reflexões erráticas sobre o assunto. Também agradeço aos que comentaram outras apresentações e aos vários colegas e alunos com quem tenho trocado ideias ao longo dos anos, em especial Woodruff Benson, Ricardo Iglesias, Paulo Inácio Prado e José Augusto Pádua, e a José Luiz Franco os comentários ao manuscrito. Agradeço a Eleonore Setz a pista que levou ao inesperado cálculo de Carbono Zero em pleno século XIX. Por fim, agradeço a um/a parecerista anônimo/a sua leitura atenta e numerosas recomendações.

Dedico esse texto com afeto à memória de Johann Becker, pesquisador do Museu Nacional e professor da UFRJ, cuja biblioteca extraordinária e conhecimento prodigioso da biologia brasileira me inspiraram, de longa data, a seguir o fio dessa meada.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOT, Pascal. *Histoire de l'écologie*. Paris: Presses Universitaires de France, 1988.
- ACOT, Pascal (Ed.). *The European origins of scientific ecology*. Amsterdam: Gordon & Breach, 1998. 2 vols.
- ALLEN, Garland E. Naturalists and experimentalists: the genotype and the phenotype. *Studies in History of Biology*, 3: 179-209, 1979.
- ÁVILA-PIRES, Fernando Dias de; ARAGÃO, Mário Beaurepaire. *A ecologia no Brasil na primeira metade do século XX*. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz - Escola Nacional de Saúde Pública, 1994.
- AZEVEDO, Fernando de (ed.). *As Ciências no Brasil [1955]*. 2ª. ed. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 1994. 2 vols.
- BASALLA, George. The spread of Western science. *Science*, 156 (3775): 611-622, 1967.

- BOWLER, Peter J. *The Norton history of the environmental sciences*. New York: W.W. Norton, 1993.
- BRANDÃO, Ambrósio Fernandes. *Diálogo das grandezas do Brasil*. Edição comentada por Capistrano de Abreu. Salvador: Progresso, 1956<sup>24</sup>.
- CAMARA, Manuel Arruda da. *Discurso sobre a utilidade da instituição de jardins nas principais províncias do Brasil*. Rio de Janeiro: Imprensa Régia, 1810.
- CÂNDIDO, Francisco de Paula. *Exposição succinta do estado sanitario da cidade do Rio de Janeiro, e das medidas, que convém adoptar-se. ou: Exposição da Junta de Hygiene Publica sobre o estado sanitario da Capital do Império, e meios de conseguir o seu melhoramento*. [Rio de Janeiro: s.n.], 1851.
- CANDOLLE, Alphonse de. *Géographie botanique raisonnée*. Paris: Masson, 1855. 2 vols.
- CANDOLLE, Augustin Pyramus de. *Geographie botanique*. Vol. 18, pp. 359-422, *in*: CUVIER, Frédéric. *Dictionnaire des sciences naturelles*. Paris: Levrault, 1820<sup>25</sup>.
- CITTADINO, Eugene. *Nature as the laboratory: Darwinian plant ecology in the German Empire, 1880-1900*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- COLEMAN, William. *Biology in the nineteenth century: problems of form, function and transformation* [1971]. Cambridge: Cambridge University Press, 1977.
- CONKLIN, Alice L. What is colonial science? *La Vie des Idées*, 2013. Disponível em: <<http://www.booksandideas.net/What-is-Colonial-Science.html>>. Acesso em: 28 fev. 2014.
- DAJOZ, Roger. Eléments pour une histoire de l'écologie. La naissance de l'écologie moderne au XIXe siècle. *Histoire et Nature*, (24-25): 5-111, 1984.

---

<sup>24</sup> Disponível em: <[www.dominiopublico.gov.br/download/texto/bv000025.pdf](http://www.dominiopublico.gov.br/download/texto/bv000025.pdf)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>25</sup> Reimpresso em separata com o título de *Essai élémentaire de géographie botanique*, Strasbourg: Levrault, [s.d.]. Reproduzido em Acot (1998), pp. 51-115.

- DARWIN, Charles Robert. *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world*. 2<sup>d</sup> ed. London: Murray, 1845<sup>26</sup>.
- DEAN, Warren. A botânica e a política imperial: a introdução e a domesticação de plantas no Brasil. *Revista Estudos Históricos*, 4: 216-228, 1991<sup>27</sup>.
- DERBY, Orville. The present state of science in Brazil. *Science*, 1: 211-214, 1883.
- EGERTON, Frank N. A history of the ecological sciences. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **82-96**, 2001-2015. 55 partes, listadas e indexadas em:  
[http://esapubs.org/bulletin/current/history\\_links\\_list.htm](http://esapubs.org/bulletin/current/history_links_list.htm)
- \_\_\_\_\_. History of ecological sciences, Part 53: Organizing ecologists before 1946. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **96**: 239-311, 2015.
- ELTON, Charles Sutherland. *Animal ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927.
- FÁVERO, Maria de Lourdes de Albuquerque. A Universidade no Brasil: das origens à Reforma Universitária de 1968. *Educar*, **28**: 17-36, 2006.
- FERRI, Mário Guimarães. A botânica no Brasil [1955]. Vol. 2, pp. 175-232, *in*: AZEVEDO, Fernando (ed.). *As Ciências no Brasil*. 2<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 1994.
- \_\_\_\_\_. História da ecologia no Brasil. Vol. 2, pp. 307-340, *in*: FERRI, Mario G.; MOTOYAMA, Shozo (eds.). *História das ciências no Brasil*. São Paulo: E.P.U. / EDUSP, 1980 (a).
- \_\_\_\_\_. História da botânica no Brasil. Vol. 2, pp. 33-88, *in*: FERRI, Mario G.; MOTOYAMA, Shozo (eds.). *História das ciências no Brasil*. São Paulo: E.P.U. / EDUSP, 1980 (b).

---

<sup>26</sup> Disponível em: <[http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1845\\_Beagle\\_F14.pdf](http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1845_Beagle_F14.pdf)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>27</sup> Conferência apresentada no IEA/USP, 21/6/1989; também reproduzida com o título “A botânica e a política imperial: introdução e adaptação de plantas no Brasil colonial e imperial.” São Paulo: Estudos Avançados, 1992.

- FIGUEIRÔA, Sílvia Fernanda de Mendonça. *A formação das ciências geológicas no Brasil: uma história social e institucional*. São Paulo: Hucitec, 1997.
- FRANCO, José Luiz de Andrade; DRUMMOND, José Augusto. Wilderness and the Brazilian mind (I): Nation and nature in Brazil from the 1920s to the 1940s. *Environmental History*, **13**: 724-750, 2008.
- \_\_\_\_\_. Wilderness and the Brazilian mind (II): the First Brazilian Conference on Nature Protection (Rio De Janeiro, 1934). *Environmental History*, **14**: 82-102, 2009 (a).
- \_\_\_\_\_. *Proteção à natureza e identidade nacional no Brasil, anos 1920 - 1940*. Rio de Janeiro: Editora FIOCRUZ, 2009 (b).
- HAECKEL, Ernst. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenztheorie*. Berlin: G. Reimer, 1866. 2 vols.
- HAGEN, Joel Bartholemew. *An entangled bank: the origins of ecosystem ecology*. New Brunswick: Rutgers University Press, 1992.
- HEYNEMANN, Claudia B. *Floresta da Tijuca: natureza e civilização no Rio de Janeiro – século XIX*. Rio de Janeiro: Secretaria Municipal de Cultura, 1995.
- HUBER, Jacques. Contribuição á geographia botanica do littoral da Guyana entre o Amazonas e o rio Oyapoc. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Ethnographia*, **3**: 381-402, 1896.
- \_\_\_\_\_. Materiaes para a flora amazonica. 1. Lista das plantas colligidas na ilha de Marajó no anno de 1896. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Ethnographia*, **3**: 288-321, 1898.
- JAX, Kurt. History of ecology. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. 2<sup>nd</sup> ed. Chichester: Wiley, 2011<sup>28</sup>.
- KINGSLAND, Sharon E. *The evolution of American ecology, 1890-2000*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005.
- KUHN, Thomas S. Reflections on my critics. Pp. 231-278, in: LAKATOS, Imre; MUSGRAVE, Alan (Ed.). *Criticism and the growth of knowledge*. Cambridge: Cambridge University Press, 1970.

---

<sup>28</sup> Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0003084.pub2/full>>. Acesso em: 31 outubro 2015.

- KURY, Lorelai. Viajantes-naturalistas no Brasil oitocentista: experiência, relato e imagem. *História, Ciências, Saúde Manguinhos*, 8: 863-880, 2001.
- LEDERBERG, J. Infectious history. *Science*, **288**: 287-293, 2000.
- LEWINSOHN, Thomas M. A pós-graduação em Ecologia na Unicamp: 30 anos de um curso pioneiro. *Jornal da Unicamp*, (347): 5, 11 dez. 2006<sup>29</sup>.
- LEWINSOHN, Thomas M.; FERNANDES, Geraldo W.; BENSON, Woodruff W.; PRICE, Peter W. Historical roots and current questions in tropical ecology. Pp. 1-21, *in*: PRICE, Peter W.; LEWINSOHN, Thomas M.; FERNANDES, Geraldo W.; BENSON, Woodruff W. (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York: John Wiley, 1991.
- LEWINSOHN, Thomas M; PRADO, Paulo Inácio. How many species are there in Brazil? *Conservation Biology*, 19: 619-624, 2005.
- LINNAEUS, Carl. [1791]. The oeconomy of nature, by Isaac J. Biberger<sup>30</sup>. Pp. 39-149, *in*: *Miscellaneous Tracts Relating to Natural History, Husbandry, and Physick*. 3<sup>rd</sup> ed. Trad. Benjamin Stillingfleet. [London: Dodsley]; New York: Arno, 1977.
- LOPES, Maria Margaret. *O Brasil descobre a pesquisa científica*. São Paulo: Hucitec, 1997.
- MARTINS, J. Thales. A biologia no Brasil. Vol. 2, pp. 233-300, *in*: AZEVEDO, Fernando (ed.). *As Ciências no Brasil*. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 1994.
- McINTOSH, Robert P. *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- MELLO-LEITÃO, Candido. *A biologia no Brasil*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1937<sup>31</sup>.
- \_\_\_\_\_. *História das explorações científicas no Brasil*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1941<sup>32</sup>.

---

<sup>29</sup> Disponível em: <[http://www.unicamp.br/unicamp/unicamp\\_hoje/jornalPDF/ju347pg05.pdf](http://www.unicamp.br/unicamp/unicamp_hoje/jornalPDF/ju347pg05.pdf)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>30</sup> Seguindo a tradição da época, Biberger defendeu a tese de autoria de seu orientador.

<sup>31</sup> Disponível em <<http://www.brasiliana.com.br/obras/a-biologia-no-brasil>>. Acesso em: 9 novembro 2015.

<sup>32</sup> Disponível em <<http://www.brasiliana.com.br/brasiliana/colecao/obras/6/>>

- MITMAN, Gregg. *The state of nature: ecology, community, and American social thought, 1900-1950*. Chicago: University of Chicago Press, 1992.
- MOREIRA, Ildeu de Castro. O escravo do naturalista: o papel do conhecimento nativo nas viagens científicas do século 19. *Revista Ciência Hoje*, 31 (184): 40-48, 2002.
- MOREIRA, Nicolau Joaquim. Qual o numero de especies vegetaes existentes? *O Auxiliador da Industria Nacional*, 1867 (1): 198-202, 1867.
- MOTOYAMA, Shozo (ed.). *Prelúdio para uma história: ciência e tecnologia no Brasil*. São Paulo: EDUSP, 2004.
- MÜLLER, Fritz. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1879: xx-xxix, 1879<sup>33</sup>.
- \_\_\_\_\_. Descrição do Elpidium bromeliarum, crustáceo da família dos Cytherideos. *Archivos do Museu Nacional*, 4: 27-34, [1879] 1881.
- NETTO, Ladislau de S. M. Advertencia. *Archivos do Museu Nacional*, 1: i-iii, 1876. (páginas iniciais não numeradas).
- NYHART, Lynn K. *Modern nature: the rise of biological perspective in Germany*. Chicago: University of Chicago Press, 2009.
- ODUM, Eugene P. The emergence of ecology as a new integrative discipline. *Science*, 195: 1289-1293, 1977.
- PÁDUA, José Augusto. *Um sopro de destruição: pensamento político e crítica ambiental no Brasil escravista, 1786-1888*. Rio de Janeiro: Zahar, 2002.
- PICKETT, Steward T.; KOLASA, Jurek; JONES, Clive G. *Ecological understanding*. 2<sup>nd</sup> ed. San Diego: Academic Press, 2007.
- PINTO, Olivério M. de Oliveira. A zoologia no Brasil. Vol. 2., pp. 109-174, in: AZEVEDO, Fernando (ed.). *As ciências no Brasil*. 2a. ed. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 1994.
- PISO, Guilherme. *História natural e médica da Índia ocidental: em cinco livros* [1658]. Trad. Mário Lôbo Leal. Rio de Janeiro: Ministério de Educação e Cultura, Instituto Nacional do Livro, 1957.

---

Historia-das-exploracoes-cientificas-no-Brasil>. Acesso em: 10 janeiro 2016.

<sup>33</sup> Publicado originalmente em alemão em *Kosmos*, 1879: 100.



- PISO, Gulielmus; MARCGRAVIUS [Marcgraf], Georgius. *Historia naturalis Brasiliae*. Lugdunum Batavorum [Leiden]: Franciscus Hackius; Amstelodamus: Elsevirius, 1648<sup>34</sup>.
- PLINIO O VELHO [GAIUS PLINIUS SECUNDUS]. *Historia naturalis* [77 dC]. Trad. H. Rackham, W.H.S. Jones, D.E. Eichholz. 10 vols. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1949-1954<sup>35</sup>.
- PRESTES, Maria Elice Brzezinski. *A investigação da natureza no Brasil colônia*. São Paulo: Annablume, 2000.
- REGO, José Pereira [Barão do Lavradio]. *Historia e descrição da febre amarela epidemica que grassou no Rio de Janeiro em 1850*. Rio de Janeiro: Typografia da F. de Paula Brito, 1851<sup>36</sup>.
- RODRIGUES, João Barbosa. *Hortus fluminensis*. Rio de Janeiro: Leuzinger, 1894.
- SCARANO, Fábio Rubio. A expansão e as perspectivas da pós-graduação em Ecologia no Brasil. *Revista Brasileira de Pós-Graduação*, 5 (9), 2011<sup>37</sup>.
- \_\_\_\_\_. Perspectives on biodiversity science in Brazil. *Scientia Agricola*, 64: 439-447, 2007.
- SCHWARTZMAN, Simon. *Um espaço para a ciência: a formação da comunidade científica no Brasil* [2001]. Campinas: Editora Unicamp, 2015.
- URBAN, Teresa. *Saudade do matão: relembando a história da conservação da natureza no Brasil*. Curitiba: Editora UFPR, 1998.
- VIOLA, Eduardo J. O movimento ecológico no Brasil, 1974-1986: do ambientalismo à ecológica. Pp. 63-110, in: PÁDUA, J. A. (org.). *Ecologia e Política no Brasil*. Rio de Janeiro: Espaço e Tempo e IUPERJ, 1987.

---

<sup>34</sup> Disponível em: <[www.illustratedgarden.org/mobot/rarebooks/title.asp?relation=QH117P571648](http://www.illustratedgarden.org/mobot/rarebooks/title.asp?relation=QH117P571648)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>35</sup> Disponível em: <<http://www.masseiana.org/pliny.htm#>>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>36</sup> Disponível em: <[http://www.obrasraras.usp.br/xmlui/bitstream/handle/123456789/919/S-1141714\\_COMPLETO.pdf](http://www.obrasraras.usp.br/xmlui/bitstream/handle/123456789/919/S-1141714_COMPLETO.pdf)>. Acesso em: 15 dezembro 2016.

<sup>37</sup> Disponível em: <<http://ojs.rbpg.capes.gov.br/index.php/rbpg/article/view/143>>. Acesso em: 17 outubro 2015.

- WARMING, Eugenio. *Lagoa Santa: contribuição para a geographia phytobiologica* [1892]. Trad. Alberto Löfgren. Belo Horizonte: Impr. Oficial do Estado de Minas Geraes, 1908.
- WARMING, Eugenius. *Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities*. Trad. Isaac Bayley Balfour, Percy Groom. Oxford: Clarendon Press, 1909.
- WASMANN, Erich. Os hospedes das formigas e dos termite (“cupim”) no Brazil. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Ethnographia*, 1: 273-324, 1896.
- WORSTER, Donald. *Nature's economy: a history of ecological ideas*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.

**Data de submissão:** 11/03/2016

**Aprovado para publicação:** 04/05/2016



## Normas para publicação

O periódico *Filosofia e História da Biologia* se destina à publicação de artigos resultantes de pesquisas originais referentes à filosofia e/ou história da biologia e temas correlatos, bem como sobre o uso de história e filosofia da biologia na educação. Publica também resenhas de obras recentes, sobre esses temas.

Somente textos inéditos (e que não estejam sendo submetidos para publicação em outro local) poderão ser submetidos para publicação em *Filosofia e História da Biologia*. Ao submeter o manuscrito, os autores assumem a responsabilidade de o trabalho não ter sido previamente publicado e nem estar sendo analisado por outra revista.

Os artigos devem resultar de uma pesquisa original e devem apresentar uma contribuição efetiva para a área. Todos os trabalhos submetidos serão enviados para análise de dois árbitros. Em caso de divergência entre os pareceres, o trabalho será analisado por um terceiro árbitro.

A análise dos originais levará em conta: (1) pertinência temática do artigo; (2) obediência às normas aqui apresentadas; (3) originalidade e profundidade da pesquisa; (4) a redação do trabalho.

Os trabalhos submetidos podem ser aceitos, rejeitados, ou aceitos condicionalmente. Os autores têm direito a recorrer da decisão, quando discordarem da mesma, e nesse caso será consultado um novo membro da Comissão Editorial, que emitirá um parecer final.

São aceitos para publicação em *Filosofia e História da Biologia* artigos em português, espanhol ou inglês. Os artigos submetidos devem conter um resumo no idioma original e um abstract em inglês. Os artigos em inglês devem vir acompanhados de um resumo em português, além do abstract. Os resumos e abstracts devem ter cerca de 200 palavras. Devem também ser indicadas cerca de cinco palavras-chave (e *keywords*) que identifiquem o trabalho. As palavras-chave, separadas por ponto-e-vírgula, devem especificar a temática do artigo e as subáreas amplas em que ele se enquadra (por exemplo:

filosofia da genética), em ordem direta; também devem ser indicados, se for o caso, personalidades centrais do artigo, em ordem indireta (por exemplo: Darwin, Charles).

Todos os agradecimentos devem ser inseridos no final do texto, em uma seção denominada “Agradecimentos”. Agradecimentos pessoais devem preceder os agradecimentos a instituições ou agências. Não devem ser inseridas notas de rodapé com agradecimentos. Agradecimentos a auxílios ou bolsas, assim como agradecimentos à colaboração de colegas, bem como menção à origem de um artigo (por exemplo: teses) devem ser indicados nesta seção. No caso de artigos em coautoria no qual as contribuições do diferentes autores foram diferenciadas, isso também deve ser mencionado na mesma seção, que será intitulada “Agradecimentos e créditos”.

Os artigos devem ter um máximo de 6.000 palavras (incluindo as notas de rodapé) e devem ser copiados ou digitados diretamente dentro do arquivo *Word* modelo da ABFHiB, Modelo-Fil-Hist-Biol.doc, que está disponível em <http://www.abfhib.org/Publicacoes/Modelo-Fil-Hist-Biol.doc>, versão atualizada em 20/06/2013. As resenhas devem ter um máximo de 2.000 palavras. Excepcionalmente, os Editores poderão aceitar trabalhos que ultrapassem esses limites.

Os originais devem ser enviados em formato DOC ou RTF para o seguinte e-mail: [fil-hist-biol@abfhib.org](mailto:fil-hist-biol@abfhib.org).

A mensagem encaminhando o artigo deve informar que se trata de um original inédito que está sendo submetido para publicação no periódico ***Filosofia e História da Biologia***.

As ilustrações devem ser fornecidas sob a forma de arquivos de alta resolução (pelo menos 1.200 pixels de largura, para ocupar toda a largura de uma página), com imagens nítidas e adequadas para reprodução. Devem ser acompanhadas de legenda e com indicação de sua fonte. Os autores devem fornecer apenas imagens cuja reprodução seja permitida (por exemplo, que sejam de domínio público).

Na versão impressa do periódico, todas as ilustrações serão publicadas em preto e branco (e tons de cinza) e todas as imagens coloridas que forem enviadas serão convertidas. Na versão eletrônica, podem ser incluídas ilustrações coloridas, que também devem ser de alta resolução.

Estudos envolvendo seres humanos ou animais deverão ter a aprovação do Conselho de Ética da instituição em que o estudo foi feito. Deve ser informado o número de protocolo correspondente.

Conflito de interesses: quando existe alguma relação entre os autores e qualquer entidade pública ou privada de que pode derivar algum conflito de interesse, essa possibilidade deve ser comunicada e será informada no final do artigo.

As referências bibliográficas devem aparecer em lista colocada ao final do artigo, em ordem alfabética e cronológica. Devem seguir as normas da ABNT e devem ser completas – contendo, por exemplo, as páginas inicial e final de artigos e capítulos de livros, nomes dos tradutores de obras, cidade e editora de publicação de livros, etc. Os nomes dos autores devem ser fornecidos por extenso e não com o uso de iniciais. Os títulos de periódicos devem ser fornecidos por extenso e não abreviados. O modelo fornecido pela ABFHiB apresenta mais informações sobre o modo de apresentar as referências bibliográficas e de mencioná-las no corpo do texto. Consulte também edições recentes da revista, para ver exemplos de referências bibliográficas.

Os autores que não seguirem rigorosamente o modelo utilizado por *Filosofia e História da Biologia* serão solicitados a adequarem seus originais às normas da revista e a completarem as informações incompletas, quando for o caso. Isso pode resultar em atraso na publicação do artigo.

A submissão de um trabalho para publicação em *Filosofia e História da Biologia* implica na cessão do direito de publicação à *Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia* (ABFHiB). Os artigos publicados nesta revista não poderão ser publicados em livros ou outros periódicos sem autorização formal dos Editores. Após a aceitação do trabalho para publicação, todos os autores devem assinar o termo de cessão de direitos autorais à ABFHiB.

Para enviar uma mensagem para o periódico *Filosofia e História da Biologia*, utilize este endereço: [fil-hist-biol@abfhib.org](mailto:fil-hist-biol@abfhib.org)

Informações adicionais:  
<http://www.abfhib.org/FHB/>  
[fil-hist-biol@abfhib.org](mailto:fil-hist-biol@abfhib.org)







