

Análise empírica e filosófica em livros-texto de ecologia: níveis de organização e teoria evolutiva

Claudio Ricardo Martins dos Reis *

Resumo: Este trabalho tem por objetivo discutir dois temas fundamentais da ecologia apresentados em livros didáticos de utilização no ensino superior. O primeiro tema é o dos níveis de organização biológica próprios à pesquisa em ecologia, enquanto o segundo refere-se à abordagem evolutiva nesses estudos. O artigo aborda problemas filosóficos relacionados a esses temas, bem como apresenta resultados de análise empírica do modo como são tratados em livros didáticos. Primeiramente, encontrou-se uma variação considerável na ênfase dos autores dos livros-texto aqui selecionados quanto aos níveis de organização próprios e prioritários à ecologia. Enquanto uns enfatizaram o organismo como unidade fundamental, outros deram prioridade ao nível ecossistêmico. Além disso, alguns mencionaram a importância de níveis como o molecular, ao passo que outros incluíram o nível da biosfera no estudo ecológico. Quanto à ênfase na teoria evolutiva, houve autores que fizeram questão de destacar sua importância, mas outros sequer a mencionaram em seu capítulo introdutório. Isso refletiu numa grande diferença entre as obras quanto ao número de capítulos tendo a evolução como tópico central. Mesmo apresentando essa variação, a teoria evolutiva foi tratada basicamente em sua forma estabelecida pela Síntese Moderna. Esses resultados empíricos foram propícios a um exame filosófico acerca de dois temas: (i) o problema ontológico e epistemológico da relação parte-todo, com base na discussão sobre níveis de organização biológica, e (ii) controvérsias contemporâneas em torno da Síntese Moderna e alguns problemas conceituais, a partir da discussão sobre a abordagem evolutiva dos livros didáticos.

Palavras-chave: ecologia; livros-texto do ensino superior; problemas da relação parte-todo; síntese estendida da evolução

* Mestrando em Ecologia no Departamento de Ecologia e graduando em Filosofia na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS, CEP: 91501-970. E-mail: claudiormreis@gmail.com

Empirical and philosophical analysis in ecology textbooks: levels of organization and evolutionary theory

Abstract: This work aims to discuss two fundamental topics of ecology presented in didactic books of use in higher education. The first topic is that the levels of biological organization of interest for ecological research; while the second refers to the evolutionary approach in these studies. The article discusses philosophical problems related to these issues and presents the results of empirical analysis of how they are treated in textbooks. First, we found considerable variation in emphasis of textbook authors selected here about the levels of organization that are proper and priority to ecology. While some emphasized the organism as the fundamental unit, others gave priority to the ecosystem level. In addition, some mentioned 'molecular' as a level of importance, while others included the biosphere level in ecological study. Regarding the emphasis on evolutionary theory, there have been authors who stressed its importance, but others not mentioned it in their introductory chapter. This reflected a big difference between the textbooks in relation to the number of chapters with evolution as the central topic. Even with this variation, evolutionary theory was basically treated in a manner established by the Modern Synthesis. These empirical results are conducive to a philosophical examination about two issues: (i) the ontological and epistemological problem of part-whole relations, in the discussion of levels of biological organization, and (ii) the contemporary controversies surrounding the Modern Synthesis and some conceptual problems, in the discussion of the evolutionary approach of textbooks.

Key-words: ecology; textbooks for higher education; problems of part-whole relation; extended evolutionary synthesis

1 INTRODUÇÃO

Os objetos de estudo da ecologia perfazem mais de um nível de organização biológica, entre os quais estão os sistemas nos níveis de organismo, população, comunidade e ecossistema. Isso faz surgir, no interior dessa ciência, um problema filosófico que é comum quando se investigam as relações entre diferentes disciplinas científicas. Trata-se do problema epistemológico da relação entre níveis de explicação dos fenômenos, bem como do problema ontológico dos níveis da realidade. Esses problemas têm sido comumente tratados como “o problema da relação parte-todo”, e têm gerado uma profusão de teorias sobre essa relação (Blitz, 1992, pp. 176-178). Como veremos, autores como Blitz (1992), Levine, Sober e Wright (1987) e El-Hani

(2000) propuseram diferentes modelos tipológicos no intuito de captar a pluralidade de concepções envolvidas nessas teorias.

Os ecólogos contemporâneos – provavelmente influenciados pelas posições divergentes de Frederic Clements (1874-1945) e Henry Gleason (1882-1975) sobre a natureza das comunidades ecológicas (Clements, 1916; Gleason, 1926)¹ – apresentam um espectro interessante de concepções a esse respeito. Como apresentado ao final da seção 3 deste artigo, há autores mais próximos do reducionismo-individualismo, ao estilo de Gleason, até autores que defendem expressamente o holismo, ao estilo de Clements.

Quanto à teoria da evolução, ela é amplamente reconhecida como integradora e transversal aos diferentes campos que investigam os sistemas vivos, e entende-se que isso deveria se refletir também no campo da ecologia. No entanto, mesmo que a evolução seja um fenômeno consensual entre os biólogos e os cientistas em geral, alguns aspectos da teoria evolutiva são assunto de intensos debates contemporâneos. A abordagem hegemônica atualmente – representada pela Síntese Moderna da Evolução – possui questionamentos no sentido de, segundo autores críticos, ter negligenciado processos-chave responsáveis por moldar os padrões evolutivos (Jablonka e Lamb, 2005; Pigliucci & Müller, 2010; Laland *et al.*, 2014 e 2015). Esses autores propõem uma ampliação e reestruturação da abordagem evolutiva contemporânea, no intuito de melhor adequá-la empiricamente e lhe dar maior poder explicativo, incluindo novos conceitos, reinterpretando certos processos e reformulando sua rede conceitual. Esses questionamentos certamente não são novos, mas possuem um diferencial sociológico em relação a críticas mais antigas. Esse diferencial deve-se à constituição de um grupo de pesquisadores interessado em investigar em profundidade o que é relegado a um segundo plano ou mesmo considerado anomalia pela perspectiva da Síntese Moderna.

Esta investigação tem como interesse empírico o modo como manuais científicos de ecologia dirigidos ao ensino superior concebem e abordam (i) os níveis de organização biológica próprios à pesquisa em ecologia e (ii) a teoria evolutiva. A análise desses materiais

¹ Ver tradução para o português do artigo de Gleason em Fernandez & Caldeira, 2013, e do capítulo I do livro de Clements em Nunes, Cavassan & Brando, 2013.

instrucionais justifica-se pela importância que representam na formação do pesquisador e do professor de biologia. Com base nos resultados dessa análise, este trabalho pretende também abordar problemas filosóficos que surgem dessas temáticas. Quanto aos níveis de organização biológica de interesse à ecologia, a reflexão filosófica envolverá o problema da relação parte-todo; quanto à teoria da evolução, envolverá problemas conceituais e controvérsias contemporâneas em torno da Síntese Moderna.

2 METODOLOGIA DA PESQUISA EMPÍRICA

Foi realizada uma análise qualitativa de quatro livros didáticos de ecologia utilizados no ensino superior (quadro 1). Quanto ao exame sobre níveis de organização, utilizou-se principalmente a Introdução das referidas obras, visto que é lá que os autores mencionam explicitamente essas questões. É no capítulo introdutório dos livros didáticos que estão expostos os temas mais gerais, incluindo as referências ao objeto de estudo. Por isso mesmo, é lá onde melhor se instigam os problemas filosóficos dessa natureza. Quanto à análise da abordagem evolutiva, além da Introdução fez-se referências à estrutura dos livros, como a menção a quantos e quais capítulos possuem a evolução como tópico central. Para os dois exames em questão, o prefácio das obras também foi utilizado. Os resultados obtidos foram apresentados a partir da transcrição de trechos (citações) das quatro obras examinadas e por meio de algumas de suas figuras.

Nomes	Autor(es)	Editora	Ano
A Economia da Natureza	Robert E. Ricklefs	Guanabara Koo- gan	2011
Ecologia	M. Cain, W. Bowman, S. Hacker	Artmed	2011
Ecologia – de Indiví- duos a Ecossistemas	M. Begon, C. Town- send, J. Harper	Artmed	2007
Fundamentos de Ecologia	Eugene P. Odum	Fundação Calous- te Gulbenkian	2004

Quadro 1. Manuais de ecologia de ensino superior analisados neste trabalho.

A escolha desses quatro livros se deu pela experiência do autor desta pesquisa na área de ecologia, envolvendo basicamente dois critérios: reconhecimento e atualidade. Odum é o ecólogo mais reconhecido entre os autores do quadro acima. Até aproximadamente os anos 2005, segundo testemunhos de docentes da área, a ecologia nas universidades brasileiras era em boa parte ensinada por meio da obra de Odum. Os livros de Begon, Townsend e Harper (2007) e de Ricklefs (2011), estão em sua quarta e sexta edição em português, respectivamente. Eles têm sido amplamente utilizados, constituindo a bibliografia básica no processo seletivo de pós-graduação em ecologia de muitas universidades públicas do Brasil, conforme levantamento informal do autor deste artigo. O livro de Cain, Bowman e Hacker teve sua primeira tradução para o português em 2011 e foi incluído na amostra principalmente por sua atualidade, junto à consideração de que, desde sua tradução, vem substituindo, em parte, os outros três livros em disciplinas de ecologia do ensino superior. Os professores que o adotam têm ressaltado a sua qualidade no conteúdo, na estrutura e na didática.

3 NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO PRÓPRIOS À ECOLOGIA E A RELAÇÃO PARTE-TODO

Neste tópico, serão feitas (i) uma análise sobre a concepção dos autores dos livros-texto quanto aos níveis de organização biológica de interesse aos ecólogos, (ii) um exame acerca de se esses autores reconhecem uma importância diferencial de certos níveis para os estudos em ecologia e (iii) uma problematização filosófica mais ampla a partir de i e de ii, envolvendo o problema da relação parte-todo.

Todos os quatro livros examinados tratam dos níveis de organização biológica nas seções de Introdução. Dentre eles, apenas Begon, Townsend e Harper (2007) não trazem uma figura abordando o tema. As imagens presentes nos outros três livros são bastante esclarecedoras, merecendo ser apresentadas e examinadas. Elas são as seguintes:

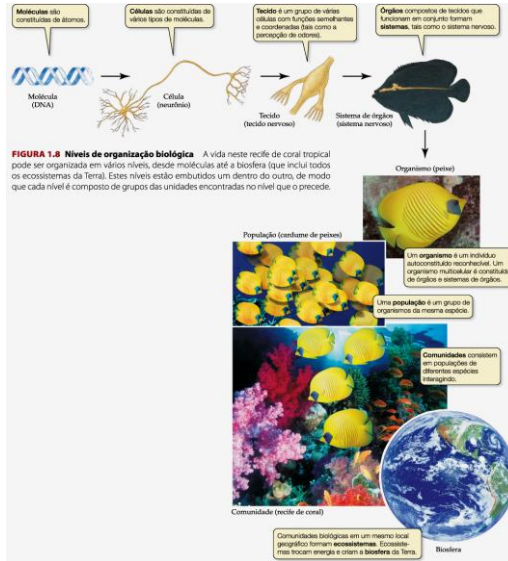


Fig. 1. Níveis de organização apresentados no capítulo introdutório de *Ecologia* (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 11).

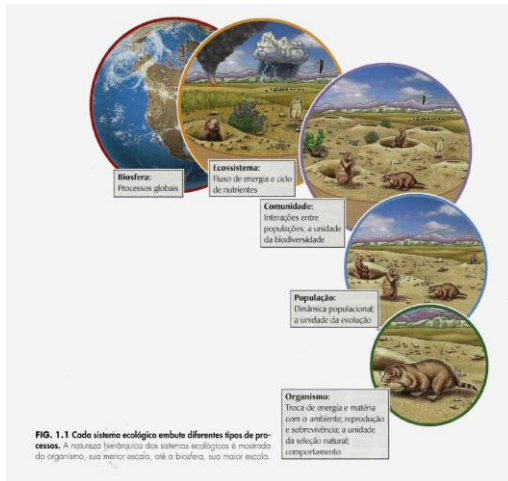


Fig. 2. Níveis de organização e seus processos apresentados no capítulo introdutório de *A Economia da Natureza* (Ricklefs, 2011, p. 3).

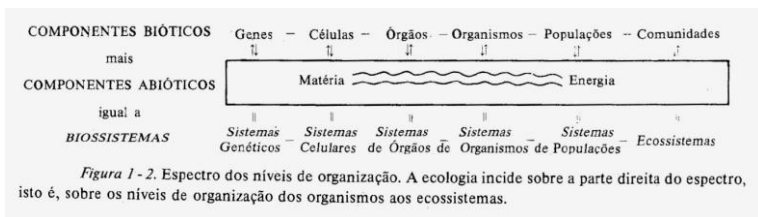


Fig. 3. Níveis de organização apresentados no capítulo introdutório de *Fundamentos de Ecologia* (Odum, 2004, p. 6).

Começando a análise pela imagem da Figura 2, de Ricklefs (2011), ela mostra os sistemas do nível de organismo até o nível de biosfera. No seu entendimento, são cinco os níveis de organização que constituem objeto de estudo da ecologia:

Um sistema ecológico pode ser um organismo, uma população, um conjunto de populações vivendo juntas (frequentemente chamado de comunidade), um ecossistema ou toda a biosfera. Cada sistema ecológico menor é um subconjunto de um próximo maior, e assim os diferentes tipos de sistemas ecológicos formam uma hierarquia. (Ricklefs, 2011, p. 3)²

Por sua vez, Begon, Townsend e Harper (2007) estabelecem a preponderância de três níveis:

A ecologia tem três níveis de interesse: *organismo* individual, *população* (formada por indivíduos da mesma espécie) e *comunidade* (que consiste em um número maior ou menor de populações). (Begon, Townsend e Harper, 2007, p. IX)

Odum (2004, p. 6) enfatiza, como se lê na legenda de sua ilustração, aqui denominada Figura 3, que “a ecologia incide [...] sobre os níveis de organização dos organismos aos ecossistemas”.

² Não é sem propósito que Ricklefs refere-se a uma comunidade como “um conjunto de populações vivendo juntas”. Para esse autor, o que chamamos comunidade é uma entidade artificial; nada além de uma sobreposição de populações. Essa concepção é exposta em Ricklefs (2008) e obteve uma resposta em Brooker e colaboradores (2009). Essa controvérsia remonta, *mutatis mutandis*, aos trabalhos de Clements (1916) e Gleason (1926), indicando que mesmo a ecologia contemporânea não possui uma interpretação única acerca da ontologia ou da natureza das comunidades biológicas.

De modo semelhante a Odum, Cain, Bowman e Hacker (2011) afirmam que “em geral os estudos ecológicos enfatizam um ou mais dos seguintes níveis: organismos, populações, comunidades e ecossistemas” (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 10). No entanto, como se vê na sua ilustração aqui representada na Figura 1, eles indicam os diferentes níveis abaixo de organismo (moléculas, células, tecido e órgãos), exemplificando o modo pelo qual constituem objeto de estudo para a ecologia:

Alguns ecólogos estão interessados em como determinados genes ou proteínas possibilitam os organismos a responder aos desafios do ambiente. Outros ecólogos estudam como hormônios influenciam interações sociais, ou como tecidos especializados ou sistemas de órgãos permitem aos animais resistir a ambientes extremos. (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 10)

Assim, a ecologia trata, para Cain, Bowman e Hacker (2011), principalmente, de quatro níveis de organização: organismos, populações, comunidades e ecossistemas. No entanto, eles enfatizam a importância de níveis abaixo, como o nível molecular, celular, de tecidos e órgãos. Além disso, nessa obra, como na de Ricklefs, é mencionado o nível de biosfera.

Em resumo, Ricklefs (2011) não fala em genes, proteínas ou sistemas de órgãos, delimitando os objetos de estudo da ecologia como sendo os sistemas em nível de organismo, população, comunidade, ecossistema e biosfera. Em contrapartida, Begon, Townsend e Harper (2007) destacam apenas três níveis: organismo, população e comunidade. Supõe-se, no entanto, que outros níveis podem ter relevância na medida em que contribuam para a compreensão de algum destes três níveis mencionados. Em todo caso, dada essa concepção, o ecossistema não possuiria (ou não deveria possuir) um nível de organização que se constitui em objeto de estudo para os ecólogos.

Diferentemente, e de modo ainda mais restritivo, Odum (2004) menciona os níveis de sistema de organismos, de populações e de ecossistemas, mas dá primazia a este último. Os níveis de sistemas de organismos e de populações só teriam importância por sua contribuição ao nível ecossistêmico. Como afirma Odum:

[...] os capítulos estão dispostos de acordo com os conceitos de níveis de organização [...]. Parte-se do ecossistema, *dado ser este em última ins-*

tância o nível com o qual há que tratar, e depois serão considerados sucessivamente as comunidades, populações, espécies e organismos individuais. Depois voltar-se-á ao nível de ecossistema para considerar o desenvolvimento, a evolução e a modelação da natureza. (Odum, 2004, p. 8, sem itálico no original)

Essa concepção é radicalmente distinta daquela apresentada por Ricklefs (2011) que, embora destaque vários níveis, defende o estudo ao nível de organismo:

[...] **uma apreciação do organismo como a unidade fundamental da ecologia**. A estrutura e a dinâmica das populações, comunidades e ecossistemas *expressam* as atividades e interações dos organismos nelas contidos. (Ricklefs, 2011, p. xix, sem itálico no original)

Se, como pretende essa análise, as imagens e citações acima podem ser tomadas como indicadoras do modo com que os autores delimitam e enfatizam os objetos de estudo da ecologia, então há uma variação considerável em suas concepções.

Além disso, há outra diferença marcante no tratamento do tema por esses autores. Apenas Odum (2004) expõe uma abordagem teórico-filosófica acerca dos níveis de organização. Ele destaca:

O que se descobre a um dado nível ajuda no estudo de outro nível, embora nunca explique por completo os fenômenos que neste ocorrem. Isto constitui um ponto importante, dado algumas pessoas sustentarem, por vezes, ser inútil trabalhar com populações e comunidades complexas quando as unidades menores ainda não estão completamente compreendidas. Se esta ideia fosse seguida até a sua conclusão lógica, todos os biólogos deveriam concentrar-se num só nível, o celular, por exemplo, até resolverem os problemas deste nível; depois poderiam estudar tecidos e órgãos. De fato, esta filosofia foi largamente defendida até os biólogos terem descoberto que cada nível tem características que o conhecimento do nível imediatamente inferior só em parte explica. Por outras palavras, nem todos os atributos de um nível mais alto podem ser previstos se apenas se conhecerem as propriedades do nível inferior. (Odum, 2004, p. 7)

Odum está fazendo uma crítica ao que é normalmente tratado como reducionismo epistemológico, segundo o qual o conhecimento das partes é necessário e suficiente para a compreensão do todo. Esse tema envolve o problema da relação parte-todo, tendo expressividade

histórica o debate apresentado em sua forma dicotômica reducionismo/holismo.

Mario Bunge (1919-) considera como alternativa às posições do referido debate o que ele concebe como *sistemismo*. Sua abordagem propõe um modelo de sistema concreto que inclui sua composição, ambiente, estrutura e mecanismo(s). Dessa forma, para um entendimento satisfatório de um dado sistema, seria necessário desvendar essas quatro propriedades. Por exemplo, se considerarmos a ecologia em seu nível populacional, os organismos de determinada espécie num determinado local constituiriam os componentes de nosso sistema; os organismos de outras espécies e os fatores abióticos que interagem com essa população constituiriam seu ambiente; as relações entre os organismos dessa população constituiriam sua estrutura; e a reprodução, a dispersão e o cuidado parental poderiam constituir os mecanismos responsáveis por manter esse sistema. De acordo com Bunge, “se o mecanismo central falha, o mesmo acontece com o sistema como um todo” (Bunge, 2010, p. 188).

Sua abordagem é diferente, contudo, daquelas que comumente são tratadas como teorias de sistemas. Para Bunge, essas teorias, como as de Bertalanffy (1968) e de Laslo (1972), são holistas. Ele entende que o holismo aborda sistemas como um todo, “mas se recusa a analisá-los quanto a explicar a emergência e a análise das totalidades em termos de seus componentes e das interações entre eles” (Bunge, 2003, p. 38). Na sua concepção, o problema com a abordagem individualista é que “ela enfoca a composição de sistemas e se recusa a admitir quaisquer entidades supra-individuais ou suas propriedades” (Bunge, 2003, p. 38). Possui centralidade na exposição de Bunge o chamado “problema da emergência”, isto é, a maneira com que surgem propriedades emergentes quando da estruturação de determinados componentes em sistemas. Essas propriedades são definidas por Bunge (1999) da seguinte maneira:

P é uma propriedade emergente de uma coisa *b* se e somente se *b* ou é uma coisa (sistema) complexa em que nenhum de seus componentes possui *P* ou *b* é um indivíduo que possui *P* por ser um componente de um sistema (ou seja, *b* não possuiria *P* se fosse independente ou isolado). (Bunge, 1999, p. 38)

Essa definição de Bunge tem o mérito de ser clara e facilmente aplicável. A estrutura, estabilidade, diversidade e história de um sistema ecológico em nível populacional poderiam constituir o primeiro exemplo, na medida em que são propriedades do sistema que nenhum de seus componentes possui. Diversas categorias, tais como predador, mutualista, estrategista *k* e macho-alfa constituem-se no segundo exemplo, visto que os organismos possuem tais propriedades apenas na medida em que são componentes de um sistema.

Nenhum dos quatro livros analisados utiliza, em sua Introdução, os termos reducionismo, holismo ou emergência de propriedades. Em outra obra, no entanto, Odum (1988) defende o holismo e apresenta o conceito de propriedades emergentes. A ideia trazida é simplesmente a de que “o todo é mais do que a soma de suas partes”. Mas esta analogia apresenta problemas sérios. Primeiro, porque ela é mais adequada como uma crítica ao atomismo (Levine, Sober e Wright, 1987) do que ao reducionismo³; segundo, porque esta analogia admite a prioridade ontológica das partes em relação ao todo, assemelhando-se, portanto, ao próprio programa reducionista, o qual pretendia criticar (Levins e Lewontin, 1985).

Begon, Townsend e Harper (2007) mencionam o termo “propriedades emergentes” no seu capítulo sobre comunidades, utilizando essa mesma analogia. Mas eles vão além ao citar exemplos ecológicos de tais propriedades, nomeadamente, os limites de similaridade entre espécies competidoras e a estabilidade de teias alimentares frente à perturbação. Essas constituiriam, de fato, propriedades emergentes na definição apresentada por Bunge.

David Blitz, em seu livro *Emergent Evolution* (Blitz, 1992; para uma revisão ver Gottlieb, 1994) apresenta uma tipologia de cinco teorias (mais propriamente, teses) sobre a relação parte-todo, das quais reducionismo e holismo seriam os extremos do espectro. Ordenadas desde aquelas que dão primazia às partes até as que dão primazia ao todo, temos: Reducionismo, Mecanicismo, Emergentismo, Organicis-

³ Trata-se de uma distinção entre atomistas e reducionistas. Os primeiros negariam o poder explanatório das relações entre as partes, enquanto os segundos não teriam problemas em aceitá-lo.

mo e Holismo⁴. Nessa concepção, o debate reducionismo/holismo aparece apenas como uma feição grosseira de um problema muito mais sutil, o que já havia sido exposto por Levine, Sober e Wright (1987) tendo em vista os fenômenos sociais.

Charbel El-Hani (2000) propõe um modelo espectral ainda mais detalhado e informativo que o de Blitz (1992). A tipologia apresentada por El-Hani envolve seis posições metodológicas que abrangem a dimensão da ontologia, da epistemologia, a ênfase (dada às partes, ao todo ou à consideração de uma unidade integrada e autônoma) e o tipo de redução (ontológica ou epistemológica, podendo ser, para o segundo caso, parcial ou completa). As seis posições metodológicas são: Atomismo, Reduccionismo Radical, Reduccionismo Moderado, Fisicalismo Não-Redutivo, Holismo Moderado, Holismo Radical. A inclusão de novas teses e categorias no modelo de El-Hani o torna ainda mais eficaz analiticamente e, portanto, mais esclarecedor.

Infelizmente, não temos informações suficientes para avaliar com segurança quais exatamente seriam as posições dos autores dos livros-texto examinados. No entanto, um exame em menor detalhe, exclusivamente comparativo, pode ainda ser realizado. Para isso, precisamos de um critério que nos dê indícios de suas visões. Esse critério pode ser relativo às respostas possíveis sobre a seguinte questão: **qu岸tos e quais níveis de organização biológica são fundamentais para se compreender os sistemas ecológicos?**

Já temos as respostas dos autores de cada uma das obras analisadas. Como vimos, Ricklefs (2011, p. xix) defende o “*organismo* como unidade fundamental da ecologia”, além de afirmar que a “estrutura e a dinâmica das populações, comunidades e ecossistemas *expressam* as atividades e interações dos organismos nelas contidos”. Begon, Townsend e Harper (2007, p. IX) afirmam que a “ecologia tem *três níveis* de interesse: organismo [...], população [...] e comunidade”. Cain, Bowman e Hacker (2011, p. 10) dão ênfase a quatro níveis: “organismo, população, comunidade *e ecossistema*”. Por fim, Odum (2004, p. 8) afirma ser o ecossistema “em última instância o nível com o qual há que tratar”.

⁴ Trata-se, em realidade, de dez teses, porque cada uma delas possui uma dimensão ontológica e outra epistemológica.

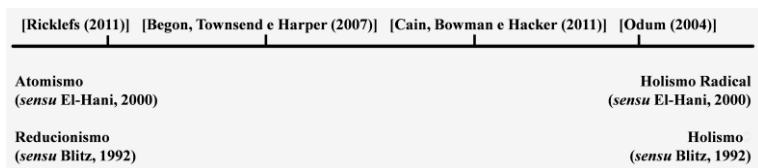


Fig. 4. Espectro de posições dos livros-texto analisados referente a teorias da relação parte-todo⁵.

Considerando um espectro de posições que vai de Reduccionismo (Blitz, 1992) e Atomismo (El-Hani, 2000) até Holismo (Blitz, 1992) e Holismo Radical (El-Hani, 2000), os livros didáticos analisados foram topologicamente dispostos, pelo autor do presente artigo, conforme a figura 4.

4 TEORIA EVOLUTIVA E SUAS CONTROVÉRSIAS CONTEMPORÂNEAS

Neste tópico, serão examinados (i) a importância que os autores dos livros-texto selecionados concedem à teoria da evolução para os estudos em ecologia, (ii) como esses livros apresentam tal teoria, isto é, que fatores recebem destaque e (iii) a abordagem dos livros, problematizada por meio de aspectos atualmente considerados controversos da Síntese Moderna.

Começemos a análise com Odum (2004), pelo fato de ser a mais breve. Essa obra não menciona a teoria evolutiva em seu capítulo introdutório. Ademais, dos seus 21 capítulos, apenas dois abordam um conteúdo evolutivo. Trata-se do Capítulo 8 e do Capítulo 9, intitulados, respectivamente, “A espécie e o indivíduo no ecossistema” e “Desenvolvimento e evolução do ecossistema”. Se nossos indicado-

⁵ Apenas as posições mais extremas propostas por El-Hani (2000) e Blitz (1992) estão apresentadas nesta imagem. Além disso, não se pretende aludir que os autores mais afastados no espectro adotam as posições extremas mencionadas na figura. A utilidade da imagem é apenas comparativa, visto que não temos informações suficientes para uma classificação desses autores. Além disso, também não se está insinuando uma equivalência entre as tipologias de Blitz e as de El-Hani. Como vimos mais acima, trata-se de modelos distintos com tipologias também distintas.

res são minimamente adequados, então a evolução não constitui um tema central à ecologia para Odum (2004).

Begon, Townsend e Harper (2007), em sua pequena Introdução, apresentam a já clássica distinção de Ernst Mayr (1904-2005) entre causas próximas e remotas (Mayr, 1982, cap. 2, 1997, cap. 4). A menção a causas remotas e seu entendimento de que elas fazem parte do estudo da ecologia acabam por vincular essa disciplina à evolução, dado que para abordar tais causas é necessário um enfoque evolutivo. O capítulo introdutório de Begon, Townsend e Harper, portanto, menciona, mesmo que indiretamente, a importância de aspectos evolutivos para a pesquisa ecológica. Porém, com base apenas na leitura de sua Introdução, parece que a evolução é situada numa posição secundária, o que não se mantém com relação ao livro como um todo. O primeiro capítulo após a Introdução chama-se “Organismos em seu ambiente: o cenário evolutivo”. Seu objetivo é enfatizar que a teoria da evolução constitui um quadro conceitual de interesse para as pesquisas em ecologia. No início desse capítulo, os autores citam a famosa frase de Theodosius Dobzhansky (1900-1975), segundo a qual “nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução”. Um olhar mais detalhado a esse capítulo permite concebê-lo como fortemente adaptacionista, herdeiro da concepção tardia dos arquitetos da Síntese Moderna (Gould, 1983). Não há outro capítulo específico sobre aspectos evolutivos, mas esses são tratados de modo difuso ao longo do livro. Em relação a isso eles afirmam que:

Em ecologia, existem muitos problemas que demandam explicações evolutivas, distantes [fazendo referência às causas remotas, em oposição às causas próximas]: “Como os organismos passaram a ter determinadas combinações de tamanho, taxa de desenvolvimento, rendimento reprodutivo, etc.?” (Capítulo 4). “Por que os predadores adotam determinados padrões de comportamento de forrageio?” (Capítulo 9). “Por que as espécies coexistentes são muitas vezes semelhantes, mas raramente as mesmas?” (Capítulo 19). (Begon, Townsend e Harper, 2007, p. X)⁶

⁶ Essas perguntas não são títulos nem subtítulos dos referidos capítulos (4, 9 e 19), mas questões que são abordadas no interior dos mesmos.

Ricklefs (2011), já na primeira página de seu Prefácio, afirma que, nesta nova edição, uma de suas metas é:

Enfatizar mais profundamente os princípios da evolução como uma *base da ecologia*, com repercussões que se estendem até mesmo na gestão da mudança global. (Ricklefs, 2011, p. xix, sem itálico no original)

Além disso, ele afirma que uma das visões persistentes na nova edição de sua obra é “a posição central do pensamento evolutivo no estudo da ecologia” (Ricklefs, 2011, p. xix). Ainda no seu Prefácio, um dos tópicos chama-se “Cobertura consolidada da evolução”, no qual o autor afirma que:

O novo Capítulo 6, reescrito, apresenta os princípios evolutivos darwinianos, incluindo a seleção natural, as adaptações como um processo e tópicos relevantes da genética populacional. O capítulo proporciona uma discussão mais focalizada da evolução ao juntar tópicos anteriormente separados em diversos capítulos. (Ricklefs, 2011, p. xx)

Assim como Begon, Townsend e Harper (2007), Ricklefs (2011) apresenta a distinção entre causas próximas e remotas. Essa é a única referência (feita, portanto, de modo indireto) à evolução no seu capítulo introdutório. No entanto, uma avaliação feita com base nos seus outros capítulos mostra que a obra de Ricklefs (2011) é a que mais destaca a temática evolutiva. Dos seus 27 capítulos, pelo menos cinco deles abordam explícita e diretamente a evolução. São eles: “Evolução e Adaptação” (Capítulo 6); “As Histórias de vida e o Ajustamento Evolutivo” (Capítulo 7); “Sexo e Evolução” (Capítulo 8); “Família, Sociedade e Evolução” (Capítulo 9); e “Evolução das interações das espécies” (Capítulo 17). Esses cinco capítulos juntos, somados em número de páginas, perfazem 18% do conteúdo da obra.

A abordagem evolutiva de Ricklefs (2011) também é fortemente moldada pelo quadro interpretativo da Síntese Moderna. Além da citação acima – em que os três termos de destaque são “seleção natural”, “adaptações” e “genética populacional”, sendo esta um ramo da ecologia na visão do autor (Ricklefs, 2011, cap. 6) – outra informação relevante para compreender sua abordagem está na relação que ele estabelece entre a chamada plasticidade fenotípica e o processo evolutivo. A primeira é invariavelmente tomada como uma característica

“sujeita à mudança evolutiva”, podendo “ela própria ser uma adaptação que intensifica o ajustamento do indivíduo” (Ricklefs, 2011, p. 115 e 109). Sua mensagem é a de que a plasticidade fenotípica é moldada pela pressão seletiva, ou seja, sofre os efeitos da seleção natural. No entanto, ela nunca é interpretada como um fenômeno capaz ele próprio de moldar a eficácia da seleção, podendo, inclusive, preceder as alterações genéticas nas populações. Na interpretação da Síntese Moderna, esposada aqui por Ricklefs (2011), a relação entre plasticidade e seleção é uma via de mão única. Há trabalhos importantes, no entanto, que contrariam a universalidade dessa interpretação, destacando a possibilidade de o processo ocorrer por meio da via inversa (por exemplo, Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003).

Entre as quatro obras analisadas, a de Cain, Bowman e Hacker (2011) é a que mais dedica espaço para uma abordagem evolutiva na sua Introdução. Na sessão intitulada “Alguns termos-chave são úteis para o estudo das conexões na natureza” são introduzidos três conceitos associados à teoria da evolução. O primeiro é o próprio termo *evolução*, o segundo é *seleção natural* e o terceiro é *adaptação*. Novamente, a abordagem parece não se distanciar da tradicionalmente apresentada pela Síntese Moderna. Cada um dos termos será examinado a seguir.

A evolução é definida de duas maneiras. De acordo com Cain, Bowman e Hacker,

A **evolução** pode ser definida como (1) mudança nas características genéticas de uma população ao longo do tempo ou como (2) descendência com modificação, o processo pelo qual os organismos gradualmente acumulam diferenças a partir de seus ancestrais. (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13)

Embora os autores não argumentem sobre a distinção entre esses dois predicados, há algumas questões interessantes a serem analisadas. A primeira questão é que a maioria dos livros, não apenas de ecologia, mas de biologia em geral, tratam a evolução como mudança na frequência alélica de uma dada população, isto é, o que está apresentado em (1). No entanto, os autores trazem a proposta (2) como distinta e sendo também válida para o conceito de evolução. De imediato, podemos observar um problema lógico nesta definição, visto que (1) é um caso particular de (2). Não haveria, portanto, duas definições, mas apenas uma, a (2), em que se poderia especificar (1). Todavia, é possí-

vel (embora improvável) que sua distinção esteja enfatizando que o predicado (2) não se reduz ao (1), ou seja, descendência com modificação não estaria associada apenas à mudança genética. Esse é um tema interessantíssimo a ser examinado, constituindo-se outra controvérsia contemporânea em torno da Síntese Moderna.

Desde meados do século XIX, com as ideias de Charles Darwin (1809-1882) e de Alfred Russel Wallace (1823-1913), até as duas primeiras décadas do século XX, o que hoje chamamos de evolução era definida basicamente pelo predicado (2), isto é, como *descendência com modificação*. A partir da Síntese Moderna, concebida por volta dos anos de 1930 por cientistas como Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr e George Gaylord Simpson (1902-1984), a evolução passou a ser entendida como a proposição (1), isto é, uma descendência com modificação através da elucidação de entidades envolvidas no processo de transmissão de caracteres, quais sejam, os genes.

No entanto, desde essa época até hoje, tem se descoberto novos mecanismos de herança, de modo que a Síntese Moderna pode ser reconhecida atualmente como uma restrição ou constrição demasiada, que enfoca desproporcionalmente nos genes como entidades fundamentais de herança. Se isso é correto, a Síntese Moderna pode ser caracterizada como *genecentrista*.

Pigliucci e Müller (2010) fazem essa caracterização, considerando-a (além de *genecentrista*) *gradualista* e *externalista*. Eles afirmam que a Síntese Moderna pressupõe uma evolução gradual, o que não estaria de acordo com os conhecimentos atuais, dada a importância da plasticidade fenotípica e de formas de herança não genéticas para a evolução, além da descontinuidade dos registros geológicos. Em relação ao externalismo, eles afirmam que o quadro teórico da Síntese Moderna interpreta a morfologia dos organismos como sendo unicamente o produto de regimes seletivos externos, desconsiderando outros aspectos que poderiam afetar os padrões evolutivos, como aqueles relacionados ao desenvolvimento dos organismos.

Dessa forma, Pigliucci e Müller pretendem livrar a biologia evolutiva do compromisso com estes três “ismos” (genecentrismo, gradualismo e externalismo). Eles enfatizam, contudo, que não se trata de uma revolução ou mudança de paradigma no sentido (interpretado por eles) de Thomas Kuhn (1970). Muitos fatores precisariam ser

mantidos. Sua conclusão, até o momento, é de que a Síntese Moderna é limitada, necessitando de uma expansão e reestruturação para se ajustar às descobertas empíricas e aumentar seu poder explicativo, reinterpretando processos até agora negligenciados. Essa é também a concepção de um grupo maior de pesquisadores, que ficou conhecido como “os 16 de Altenberg”⁷. Eles propõem o que chamam de Síntese Estendida da Evolução. Uma formulação sistemática dessa proposta em comparação com a Síntese Moderna pode ser encontrada no recente trabalho de Laland e colaboradores (2015).

Jablonka e Lamb (2005) também destacam a necessária expansão que a teoria precisa considerar para que dê conta das novas descobertas. No entanto, mais do que os outros autores, elas enfatizam que a teoria evolutiva deve sofrer mudanças conceituais profundas se quiser tornar compatíveis fenômenos que são anômalos para o quadro teórico atualmente aceito. Elas destacam principalmente que (a) as unidades hereditárias não se reduzem aos genes, (b) algumas variações hereditárias são não-*randômicas* em sua origem, (c) algumas informações adquiridas são herdadas e (d) alterações evolutivas podem resultar de instrução além da seleção natural. Seu livro enfatiza quatro diferentes mecanismos de herança que podem sofrer mudança evolutiva: genéticos, epigenéticos, comportamentais e simbólicos. Há uma extensa argumentação e apresentação de exemplos com relação a essas formas de herança, trazendo em comum com Pigliucci e Müller (2010) a crítica ao *genocentrismo*. Com efeito, há trabalhos mais antigos, tais como o de Stephen Jay Gould (1981) e de Richard Lewontin (1983), que também compartilham dessa crítica especificamente.

Feita essa digressão, originada devido à citação anterior de Cain, Bowman e Hacker (2011) que definia *evolução*, passemos a uma nova citação. Esses autores apresentam a seguinte definição para *seleção natural*:

⁷ “16 de Altenberg” é como ficou conhecido o grupo de biólogos evolutivos e filósofos da ciência (que inclui os citados Pigliucci, Müller e Jablonka) que se reuniram no *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research* em Altenberg (Áustria) de 11 a 13 de julho de 2008. O objetivo dessa reunião foi discutir o *status* atual da teoria evolutiva, incluindo uma série de avanços empíricos e conceituais que têm marcado o campo nos últimos anos (Whitfield, 2008).

Processo evolutivo no qual os indivíduos que possuem determinadas características sobrevivem ou se reproduzem em uma taxa maior do que outros indivíduos devido a essas características. (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13)

Para que a seleção natural se constitua num processo cumulativo, no entanto, é necessário que estas características sejam herdadas. Qual o mecanismo de herança associado não está em questão, mas sim a necessidade que estas características sejam levadas adiante para que a seleção natural promova uma diferença significativa dos novos indivíduos em relação aos seus descendentes mais remotos. Para que a seleção natural exerça um papel evolutivo, não basta que indivíduos sobrevivam ou se reproduzam numa taxa maior devido a certas características; é preciso que seus descendentes adquiram essa(s) característica(s), seja geneticamente ou por outros mecanismos. Na sua expressão mais simples, seleção natural é *variação herdável em aptidão*.

O próximo termo – *adaptação* – é definido como “característica de um organismo que aumenta sua capacidade a sobreviver e reproduzir em seu ambiente” (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13). Essa é uma definição possível e válida, mas não está isenta de problemas. O entendimento da adaptação como uma *característica* acaba ocultando a história de sua consolidação e as interações que a moldaram. Mais satisfatória é a definição de adaptação como um processo. Esta é a visão de Ricklefs (2011), a qual é destacada, em trecho já citado, quando ele afirma que:

O novo Capítulo 6, reescrito, apresenta os princípios evolutivos darwinianos, incluindo a seleção natural, *as adaptações como um processo* e tópicos relevantes da genética populacional. (Ricklefs, 2011, p. xx, sem itálico no original)

Além desses conceitos, Cain, Bowman e Hacker (2011) apresentam uma figura com o que chamam *seleção natural em ação* (figura 5). Trata-se de uma imagem em que há uma variedade de bactéria sobre uma peneira – que seria um antibiótico representando o efeito seletivo –, e abaixo há uma variedade limitada delas, ou seja, apenas parte do que havia acima. Dessa forma, as bactérias que passaram pela peneira são aquelas mais resistentes ao antibiótico, e são, portanto, o resultado da seleção natural em ação.

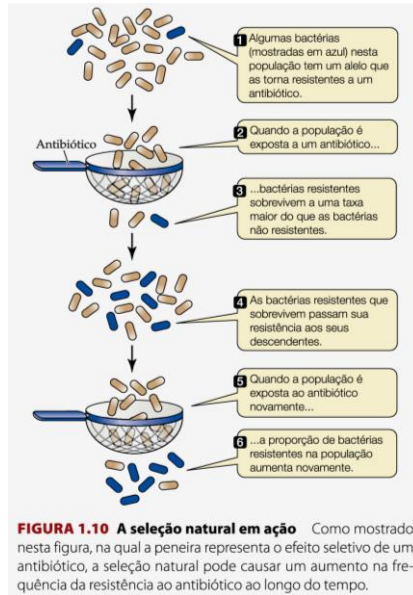


Fig. 5. Metáfora da seleção natural apresentada no capítulo introdutório de *Ecologia* (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 14).

Essa é provavelmente a interpretação predominante a respeito da evolução por seleção natural, na qual esta seria um “filtro” passivo, mais do que um processo criativo. No entanto, essa concepção possui críticas contundentes. A metáfora do efeito seletivo como uma peneira não mostra a dinamicidade do processo, isto é, a mudança da pressão de seleção natural com a variação do ambiente. Para isso, seria preciso mostrar que a peneira muda, que o processo de seleção natural exerce efeitos distintos de acordo com a mudança no ambiente. Além disso, essas alterações ambientais podem ser realizadas pelos próprios organismos que sofrem evolução, de modo que estes não resultariam de um processo que lhes é alheio. Haveria, em vez disso, uma relação dialética entre organismo e ambiente. Essa é basicamente a crítica de Richard Lewontin, que o permite concluir que os “organismos não estão adaptados a seus ambientes: eles os constroem a partir das informações e peças do mundo externo.” (Lewontin, 1983, p. 208). O desenvolvimento desta ideia ficou conhecido pelo conceito

de *construção de nicho* (Odling-Smee, 1988). Esse conceito é reivindicado pelos proponentes da Síntese Estendida, como um processo negligenciado pela abordagem evolutiva atual (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003).

Por robustas que são, as críticas contemporâneas à Síntese Moderna (algumas das quais mencionamos brevemente neste tópico 4) nos deixam as seguintes dúvidas: até quando é válido manter o compromisso com certos pressupostos e continuar a desenvolver estudos por eles orientados? Em que momento anomalias devem ser encaradas como contraexemplos e investigadas de modo sistemático por um grupo de pesquisadores na tentativa de articulá-las teoricamente? Quando o dogma na ciência deixa de ser funcional e torna-se um entrave ao desenvolvimento científico? Essas questões necessariamente ficarão em aberto.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os problemas dos níveis da realidade, da relação parte-todo e da emergência de propriedades constituem uma família de questões ontológicas e epistemológicas interessantes de serem examinadas com base na ecologia. Trata-se, na verdade, de problemas que podem ser mais bem esclarecidos por meio de uma via dupla: a filosofia e a ecologia possuem relações estreitas, de modo que uma e outra pode tanto contribuir a tais questões quanto beneficiar-se delas.

Os manuais de ensino superior de ecologia aqui analisados apresentam os níveis de organização próprios e fundamentais à ecologia como algo consensual. Porém, a investigação comparada mostrou que suas abordagens são extremamente distintas e, em alguns casos, incompatíveis. Isso indica que esse consenso, em vez de real, é produzido pela abordagem do autor. Na medida em que tal assunto constitui a principal base para delimitar o escopo dos estudos em ecologia, podemos questionar se essa pluralidade de concepções é fértil e produtiva ou representa certa imaturidade da ciência ecológica.

Em 1964, Dobzhansky afirmou que “nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução”; em 2008, Grant e Grant destacaram que “nada em biologia evolutiva faz sentido exceto à luz da ecologia”; e, em 2009, Pelletier enfatiza que “nada em evolução ou ecologia faz sentido exceto uma à luz da outra”. Isso parece indicar que já está

bem estabelecida a centralidade da evolução para a biologia, mas que mais recentemente a importância da ecologia para a evolução e as relações entre essas duas disciplinas têm sido cada vez mais enfatizadas. O conceito de construção de nicho (Odling-Smee, 1988) e os conceitos mais recentes de herança ecológica (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003) e de dinâmicas eco-evolutivas (Pelletier, Garant & Hendy, 2009), por exemplo, enfatizam a necessidade em se estudar o sistema de forma conjunta, ecológica e evolutivamente.

Tendo em vista essas relações, poder-se-ia esperar que os livros-texto trouxessem um enfoque mais ecológico ao processo evolutivo, ressaltando, por exemplo, a importância das atividades dos organismos no ambiente. No entanto, mesmo tratando-se de livros de ecologia, pôde-se notar que a teoria evolutiva é tratada basicamente em sua forma estabelecida pela Síntese Moderna, através do destaque quase exclusivo à herança genética (podendo incluir efeitos de mutação, deriva e dispersão) e à seleção natural como mecanismos suficientes para explicar a evolução da vida na terra. De fato, esta perspectiva é ainda predominante hoje em dia. Uma das propostas da Síntese Estendida é justamente reinterpretar e ressaltar o papel dos fatores ecológicos na teoria evolutiva; não mais tratá-los como simples filtros ambientais, mas como um conjunto de processos – entre eles, construção de nicho, plasticidade fenotípica e herança ecológica – que exercem papéis importantes em curto e longo prazo para os padrões de evolução.

AGRADECIMENTOS

Sou grato ao Prof. Dr. Aldo Mellender de Araújo, entre outros motivos, pela confiança que depositou em meu projeto e pela oportunidade que me concedeu para participar de seu grupo de pesquisa. Também gostaria de agradecer aos revisores, por ter permitido uma melhora significativa na qualidade do artigo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin; HARPER, John. *Ecologia: de Individuos a Ecossistemas*. Tradução de Paulo Luiz de Oliveira. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.

- BERTALANFFY, Ludwig. *General system theory: foundations, development, applications*. Edição revisada. New York: George Braziller, 1968.
- BLITZ, David. *Emergent Evolution: Qualitative Novelty and the Levels of Reality*. Dordrecht: Kluwer, 1992.
- BROOKER, Rob; CALLAWAY, Ragan; CAVIERIS, Lohengrin; KIKVIDZE, Zaal; LORTIE, Christopher; MICHALET, Richard; PUGNAIRE, Francisco; VALIENTE-BANUET, Alfonso; WHITHAM, Thomas. Don't Diss Integregation: A Comment on Ricklefs's Disintegrating Communities. *The American Naturalist*, 174: 919-927, 2009.
- BUNGE, Mario. *Buscar la Fiosofía en las Ciencias Sociales*. México: Siglo Veintiuno Editores, 1999.
- . *Emergence and Convergence: Qualitative novelty and the unity of knowledge*. Toronto: University of Toronto Press, 2003.
- . *Caçando a Realidade: a Luta pelo Realismo*. Tradução de Gita K. Guinsburg. São Paulo: Perspectiva, 2010.
- CAIN, Michael; BOWMAN, William; HACKER, Sally. *Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- CLEMENTS, Frederic Edward. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- EL-HANI, Charbel. Níveis da ciência, níveis da realidade: evitando o dilema holismo-reducionismo no ensino de ciências e biologia. São Paulo, 2000. Tese (Doutorado em Educação) – Faculdade de Educação, Universidade de São Paulo.
- FERNANDEZ, Fernanda; CALDEIRA, Ana Maria. As fases iniciais da Ecologia: as contribuições de Henry Allan Gleason. *Filosofia e História da Biologia*, 8 (3): 453-473, 2013.
- GLEASON, Henry Allan. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7-26, 1926.
- GOTTLIEB, Gilbert. David Blitz. Emergent evolution: Qualitative Novelty and the Levels of Reality. *Journal of the History of the Behavioral Sciences*, 30: 234-237, 1994.
- GOULD, Stephen Jay. *The Mismeasure of Man*. New York: W. W. Norton, 1981.
- . The hardening of the modern synthesis. Pp. 71-93, in: GRENE, M. (ed.). *Dimensions of Darwinism: themes and counterthemes*

- in Twentieth-Century Evolutionary Theory*. New York: Cambridge University Press, 1983.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- KUHN, Thomas. *The structure of scientific revolutions*. 2^a ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marcus; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John; WRAY, Gregory; HOEKSTRA, Hopi; FUTUYMA, Douglas; LENSKI, Richard; MACKAY, Trudy; SCHLUTER, Dolph; STRASSMANN, Joan. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514: 161–164, 2014.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marc; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, **282**: 1-14, 2015.
- LASZLO, Ervin. *Introduction to systems philosophy*. New York: Gordon and Breach, 1972.
- LEVINE, Andrew; SOBER, Elliott; WRIGHT, Erik. Marxism and methodological individualism. *New Left Review*. 162: 67-84, 1987.
- LEVINS, Richard; LEWONTIN, Richard. *The Dialectical Biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.
- LEWONTIN, Richard. Gene, organism and environment. Pp. 273-285, In: BENDALL, D. S. (ed.). *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- MAYR, Ernst. *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Cambridge: The Belknap Press, 1982.
- . *This is biology: the science of the living world*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 1997.
- NUNES, Patricia; CAVASSAN, Osmar; BRANDO, Fernanda. Frederic Edward Clements e o conceito de sucessão ecológica. *Filosofia e História da Biologia*, **8** (3): 617-626, 2013.

- ODLING-SMEE, John. Niche-constructing phenotypes. Pp. 73-132, In: PLOTKIN, Henry C. (ed.) *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge: MIT Press, 1988.
- ODLING-SMEE, John; LALAND, Kevin; FELDMAN, Marcus. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- ODUM, Eugene. *Ecologia*. Tradução de Christopher J. Tribe. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988.
- . *Fundamentos de Ecologia*. Tradução de António Manuel de Azevedo Gomes. 7 ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 2004.
- PELLETIER, Fanie; GARANT, Dany; HENDRY, Andrew. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences*, 1523: 1483-1489, 2009.
- PIGLIUCCI, Massimo. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.
- PIGLIUCCI, Massimo; MULLER, Gerd. *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- RICKLEFS, Robert. *A Economia da Natureza*. Tradução de Pedro Paulo de Lima-e-Silva. 6 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011.
- . Disintegration of the ecological community. *American Naturalist*. 172: 741-750, 2008.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- WHITFIELD, John. Postmodern evolution? *Nature*, 455: 281-284, 2008.

Data de submissão: 06/11/2015

Aprovado para publicação: 03/12/2015