

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, LETRAS E CIÊNCIAS HUMANAS  
DEPARTAMENTO DE FILOSOFIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FILOSOFIA

**Maria Rita Spina Bueno**

**Níveis de Seleção: uma avaliação a partir da teoria do  
“gene egoísta”**

**SÃO PAULO**

**2008**

**Maria Rita Spina Bueno**

**Níveis de Seleção: uma avaliação a partir da teoria do  
“gene egoísta”**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Filosofia do Departamento de Filosofia da Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Filosofia sob a orientação do Prof. Dr. Osvaldo Pessoa Jr.

São Paulo  
2008

*“Dêem-me um erro frutífero, cheio de sementes, brotando com suas próprias correções. Podem guardar a sua verdade estéril para vocês mesmos.”*

**Vilfredo Pareto**

## **Agradecimentos**

Ao Professor Dr. Osvaldo Frota Pessoa Jr., por sua orientação, incentivo e generosidade intelectual. Sua coragem em abordar os temas filosóficos de modo tão amplo tem sido uma fonte de inspiração para mim.

Aos Professores Drs. Pablo Rubén Mariconda e Diogo Meyer pela participação na banca de qualificação de mestrado, com sugestões valiosas para o desenvolvimento desta dissertação. Ao Professor Charbel Niño El-Hani pelo envio de sugestões bibliográficas importantes e pela participação na banca.

Ao Professor Dr. Paulo Otto pelo excelente curso de genética de populações.

Aos colegas e amigos dos departamentos de filosofia e biologia da USP.

Aos meus grandes amores, Luiz e Julia, que me apóiam do princípio ao fim, luzes na minha vida.

A toda minha família, por sua união e amor.

## RESUMO

**BUENO, M. R. S. Níveis de Seleção: uma avaliação a partir da teoria do “gene egoísta”. 2008. 111 f. Dissertação – Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Departamento de Filosofia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.**

Esta dissertação de mestrado aborda a controvérsia em torno de qual é o nível biológico no qual a seleção natural atua, com ênfase na proposta de Richard Dawkins do ‘gene egoísta’ e nas questões que surgem em torno da mesma. Examina-se um panorama de questões de filosofia da biologia abordadas a partir do problema dos níveis nos quais a seleção natural atua. Esperamos que ao avaliar o impacto da teoria do ‘gene egoísta’ na problemática evolutiva, consigamos compreender sua importância. O objetivo deste trabalho é filosófico, delineando as questões e clarificando alguns termos do debate, sem se propor a tomar partido por uma ou outra posição.

O primeiro capítulo apresenta as origens históricas do debate, partindo do ponto de vista original de Charles Darwin no qual o indivíduo era a entidade efetivamente selecionada. Em seguida, buscamos entender como novas questões empíricas, em especial a busca de explicações biológicas para o altruísmo, conduziram a propostas de seleção de grupo. No segundo capítulo delineamos como o desenvolvimento da genética possibilitou que um novo nível de seleção fosse proposto: o gene, e acompanhamos a exposição de Dawkins sobre o ponto de vista do ‘gene egoísta’, em especial a partir de seus dois livros mais relevantes sobre o tema: *O gene egoísta* e *O fenótipo estendido*. O terceiro capítulo examina diversas aproximações filosóficas no contexto de resposta à pergunta: ‘o que é uma unidade de seleção?’. Nosso estudo é consistente com a tese de que as forças seletivas atuam simultaneamente em diversos níveis.

**PALAVRAS CHAVE:** seleção natural, gene egoísta, fenótipo estendido, Richard Dawkins, níveis de seleção, seleção de grupo.

## ABSTRACT

**BUENO, M. R. S. Levels of Selection: an evaluation from the theory of “selfish gene”. 2008. 111 f. Thesis (Master Degree ) – Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Departamento de Filosofia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.**

This Master’s thesis studies the controversy over what is the biological level in which natural selection takes place. Emphasis is given to Richard Dawkins’ proposal of the ‘selfish gene’ and to the issues that arise therefrom, which include many questions in the philosophy of biology. We hope that by assessing the impact that the theory of the ‘selfish gene’ has had on the problems of evolution, one may understand its importance. The aim of this study is philosophical, raising questions and clarifying the terms of the debate, without taking side on one or another position.

The first chapter presents the historical origins of the debate, starting with the original view of Charles Darwin that the individual is the entity that is effectively selected. We then set out to understand how new empirical problems, specifically the search for biological explanations for altruism, led to proposals of group selection. In the second chapter, we depict how the development of genetics allowed that a new level of selection be proposed: the gene. We analyze Dawkins’ exposition of the point of view of the ‘selfish gene’, especially in the two most important books on the subject: *The selfish gene* and *The extended phenotype*. The third chapter examines several philosophical approaches to the question ‘what is a unit of selection?’. Our study is consistent with the thesis that selective forces act simultaneously in different levels.

**KEYWORDS:** natural selection, selfish gene, extended phenotype, Richard Dawkins, levels of selection, group selection.

# SUMÁRIO

## CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO

1.1 – O TEMA .....	1
1.2 – A TEORIA DE SELEÇÃO NATURAL .....	3
1.3 – NÍVEIS DE SELEÇÃO .....	8
1.3.1 – UM PEQUENO HISTÓRICO .....	8
1.3.2 – DEFININDO: ALVO, UNIDADE E NÍVEL DE SELEÇÃO .....	13
1.3.3 – UM EXEMPLO: O CASO DO CAMUNDONGO <i>Mus musculus</i> .....	15
1.3.4 – SELEÇÃO INDIVIDUAL .....	17
1.3.5 – SELEÇÃO DE GRUPO .....	21
1.4 – CONCLUSÃO .....	27

## CAPÍTULO 2 – EXEGESE DOS LIVROS *O GENE EGOÍSTA* E *O FENÓTIPO ESTENDIDO*

2.1 – UMA INTRODUÇÃO AO PONTO DE VISTA GENE-CÊNTRICO .....	28
2.2 – O COMPORTAMENTO ALTRUÍSTA .....	33
2.3 – SELECIONISMO OU DETERMINISMO? .....	36
2.4 – ADAPTAÇÃO .....	38
2.5 – MANIPULAÇÃO .....	43
2.6 – REPLICADORES E VEÍCULOS .....	46
2.7 – APTIDÃO .....	52
2.8 – O FENÓTIPO ESTENDIDO .....	55
2.9 – O RESGATE DO INDIVÍDUO .....	68
2.10 – CONCLUSÃO – CRÍTICAS À TEORIA DO ‘GENE EGOÍSTA’ .....	71

## CAPÍTULO 3 – INVESTIGAÇÕES FILOSÓFICAS SOBRE O DEBATE EM TORNO DOS NÍVEIS DE SELEÇÃO

3.1 – A TAXONOMIA PROPOSTA POR ELIZABETH A. LLOYD .....	75
3.2 – REALISMO <i>VERSUS</i> PLURALISMO .....	80
3.2.1 – CAUSALIDADE .....	82
3.2.2 – CRÍTICAS AO REALISMO GENE-CÊNTRICO DE DAWKINS .....	88

## CAPÍTULO 4 – CONCLUSÃO .....

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	101
----------------------------------	-----





# CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO

## 1.1. O TEMA

O ponto em torno do qual articulamos esta dissertação é a proposta de análise da teoria da evolução por seleção natural expressa nos livros de Richard Dawkins: *O Gene Egoísta* e *O Fenótipo Estendido*. Embora este trabalho não pretenda ser uma análise destes livros, toma-os como ponto de partida por apresentarem um ponto de vista que explicita um conceito que consideramos fundamental para a compreensão da teoria da seleção natural: a competição. Outro aspecto que nos interessou nos livros, em especial em *O Gene Egoísta*, é sua postura provocativa, chamar aos homens de “máquinas de sobrevivência de genes” (DAWKINS, 2001, p. 41) e ainda dizer que “[...] a posição, é, no fundo, ortodoxa, embora expressada de forma não habitual” (DAWKINS, 2001, p. 31) não é algo usual<sup>1</sup>, sendo, do nosso ponto de vista, bastante instigante. A forma como Dawkins efetua sua proposta também aponta outra questão relevante em filosofia da biologia: o uso da linguagem teleológica em biologia.

Além de ressaltar os pontos acima, almejamos entender a teoria do ‘gene egoísta’ e o conceito de ‘fenótipo estendido’, sempre que possível em relação ao desenvolvimento da biologia experimental. Dawkins desenvolve sua teoria dentro do debate relativo aos ‘níveis de seleção’, que busca definir qual o nível biológico no qual a seleção natural atua. Portanto, entendemos ser necessário pontuar os deslocamentos pelos quais esse debate passa durante os séculos XX e início do

---

1 Diogo Meyer ressaltou, durante o processo de qualificação desta dissertação, outro aspecto revelador da postura de Dawkins: sua escolha em publicar seus principais livros fora do sistema de revisão de pares, como obras de divulgação científica, que, ainda assim, tiveram um impacto científico significativo.

XXI. Visto que os organismos estão arranjados em uma estrutura hierárquica em que se podem perceber entidades de vários níveis (genes, células, indivíduos, grupos e espécies), a questão é entender qual é a entidade que sobrevive, ou não sobrevive, como consequência do processo de seleção natural. As características e comportamentos apresentados pelos organismos são a evidência empírica da evolução, portanto, a compreensão do processo evolutivo pelo qual estas se estabeleceram é de extrema relevância. As mesmas normalmente são observadas em um determinado nível de organização biológica, contudo, isto não significa que, necessariamente, as mesmas tenham surgido a partir da seleção de entidades deste mesmo nível. Um comportamento como o altruísmo, que só é observado quando o objeto de estudo são grupos de indivíduos, pode não ser o resultado de seleção de grupos, sendo decorrente de seleção de genes. Portanto, a questão central em torno da qual este debate ocorre é explicar como surgem as características e comportamentos que os seres vivos apresentam a partir da seleção de entidades em diferentes níveis biológicos de organização.

Nossos objetivos neste trabalho são: ressaltar a importância do conflito como um ponto em comum entre a base da teoria darwiniana e o debate sobre níveis de seleção e apresentar algumas das contribuições da filosofia da biologia para este debate. Daniel Dennett, um filósofo da ciência, afirma que: “Não existe ciência livre de filosofia; existe apenas ciência cuja bagagem filosófica é embarcada sem passar pela vistoria” (1998, p. 21). Clarificar os conceitos e explicitar os pressupostos científicos é efetivamente fundamental para uma ciência cujas teorias não se baseiam em leis<sup>2</sup>, mas em conceitos e mecanismos, como o de seleção natural em

---

2 Seguimos aqui a posição de Dennett e Mayr. Vale ressaltar que não existe um consenso amplo sobre se a biologia é uma ciência baseada em leis. Embora isto seja afirmado por diversos pesquisadores, é contestado por vários outros. Indicamos MAYR (1998, cap.2) como uma boa introdução ao tema.

biologia evolutiva, ou o de recursos e competição em ecologia.

Embora nossa perspectiva seja da filosofia da biologia, entendemos que é interessante explicitar brevemente os fundamentos biológicos da teoria da seleção natural, visto que esta dissertação ocorre no âmbito da Filosofia, atingindo prioritariamente não-biólogos. Em seguida a um sucinto histórico de duas posições prévias à proposta gene-cêntrica de Dawkins, a de seleção individual e a de seleção de grupo, tal como formulada em seu início, apresentaremos a posição de Dawkins. Para finalizar, analisaremos algumas das críticas mais comuns à tese de Dawkins e indicaremos possíveis análises filosóficas que podem ser desenvolvidas a partir desta temática.

## **1.2. A TEORIA DE SELEÇÃO NATURAL**

A validade da evolução por seleção natural é um assunto que tem provocado persistentes e apaixonadas controvérsias, reações que vão do apoio fervoroso até a total rejeição. Publicada em 1859, a famosa obra de Charles Darwin, *A origem das espécies*, marcou o início de uma revolução nas ciências e de uma profunda revisão nas concepções filosóficas e religiosas. Para entendermos porque o darwinismo é mais do que apenas uma referência em biologia, precisaríamos tanto compreender a estrutura de pensamento pré-darwiniano bem como alguns fundamentos de sua teoria. Por não ser este o foco dessa dissertação, faremos apenas uma apresentação bastante sintética da teoria da evolução por seleção natural.

No século XIX, a nascente biologia já acumulava muitos fatos interessantes sobre os seres vivos, em especial sobre a adaptação dos organismos e sobre a diversidade existente da natureza. Os taxonomistas organizavam essa variedade de

maneira que a cada tipo de organismo se combinaria uma essência, que seria definitiva, e, portanto, eterna e imutável. Segundo Ernst Mayr (1998, p. 290): “O essencialismo sustenta que a diversidade da natureza, tanto inanimada como orgânica, é o reflexo de um número de universais imutáveis”. Essa postura essencialista e tipológica era uma das características do pensamento pré-darwiniano, e, em biologia, conduz ao problema de que nenhuma das categorizações propostas conseguia abarcar toda heterogeneidade já conhecida. Ainda acompanhando Mayr (1984), o darwinismo representou o início de um contraponto ao pensamento tipológico, pois sua base é o pensamento populacional. Se no primeiro a variação é entendida como a manifestação imperfeita das essências (ou tipos), no segundo se acentua a unicidade de cada coisa do mundo orgânico, fator que é fundamental para o entendimento dos fenômenos da seleção natural.

Darwin teve a oportunidade de conhecer e estudar uma enorme diversidade de fauna e flora durante a viagem à bordo do *Beagle*. Durante cinco anos, entre 1831 e 1836, percorreu toda a costa sul-americana, parou nas ilhas Galápagos, passou pela Austrália e depois pelo Sul da África. Após seu retorno escreveu alguns livros sobre a viagem e começou a desenvolver uma teoria que explicasse suas observações, teoria esta que foi expressa em sua obra maior: *A origem das espécies*. Nesta, Darwin pretendia duas coisas: provar que as espécies evoluem e mostrar como este processo ocorre. A noção de evolução vinha sendo discutida havia vários anos, mas é a compreensão do mecanismo de ‘descendência com modificação’ e da seleção natural que possibilita a Darwin aprofundar sua pesquisa e responder aos indícios que já apontavam para a evolução das espécies.

A idéia fundamental de Darwin é que o processo resultante das condições de

sobrevivência em tempos de escassez de recursos leva necessariamente a indivíduos melhor equipados para enfrentar os mesmos problemas. Em seus próprios termos:

“Considerando-se que, durante o longo percurso dos tempos e sob variáveis condições de vida, os seres vivos modificaram tanto diversas partes de seu organismo - e acho que isso é incontestável; considerando-se que, devido à alta tendência de crescimento geométrico do número das espécies, ocorre uma renhida luta pela sobrevivência, especialmente em determinada idade, ou determinada estação, ou determinados anos - e isso também certamente não tem contestação; conseqüentemente, dada a infinita complexidade das inter-relações dos seres vivos entre si e de cada um deles com suas condições de existência, acarretando uma diversidade infinita quanto a seus hábitos, estruturas e constituições internas, diversidade essa que lhes é proveitosa, penso que seria mesmo extraordinário se jamais houvesse ocorrido alguma variação útil exclusivamente para o bem-estar do ser, da mesma forma que ocorreram tantas variações úteis aos propósitos do homem. Mas se de fato ocorreram variações úteis a qualquer ser vivo, seguramente os indivíduos dotados delas terão maior probabilidade de ser preservados na luta pela existência; e em virtude do forte princípio de hereditariedade, eles tenderão a produzir descendentes dotados das mesmas características. Foi esse este princípio de preservação que, para ser conciso, dei o nome de Seleção Natural” (DARWIN, 2002, p.126-127)

É interessante notar como Mayr (1998, cap. 11) apresenta a teoria de Darwin a partir de apenas três inferências baseadas em cinco fatos:

Fato 1 – todas as espécies possuem grande potencial de fertilidade, sendo que, se todos os indivíduos nascidos se reproduzissem, o tamanho das populações cresceria exponencialmente,

Fato 2 – o tamanho das populações é normalmente estável,

Fato 3 – os recursos à disposição dessas populações são limitados e relativamente constantes,

Inferência 1 – Visto que é produzido um maior número de indivíduos do que os recursos disponíveis podem suportar e que o tamanho das populações permanece estável, deve haver uma luta pela sobrevivência, com apenas uma pequena parte da prole sobrevivendo,

Fato 4 – existe uma grande variabilidade nas populações, não existindo indivíduos que sejam idênticos,

Fato 5 – grande parte da variação entre os indivíduos é herdável,

Inferência 2 – a sobrevivência não ocorre apenas ao acaso, mas depende em parte da constituição hereditária dos indivíduos que sobrevivem.

Inferência 3 – No curso das gerações, esse processo de seleção natural conduzirá a

uma mudança gradual e continua das populações com a evolução e produção de novas espécies.

Darwin não pretende oferecer uma explicação para a origem da vida ou mesmo da primeira espécie; ele inicia seu trabalho considerando a presença de muitas espécies como um dado. Entende que o princípio de seleção natural é a visão unificadora para a geração de adaptação e de diversidade, ambos sendo aspectos diferentes de um único fenômeno complexo. O que Darwin está propondo é um rompimento completo com o essencialismo. Ele sugere que um processo materialista e temporal, um conjunto de passos sucessivos e sem propósito, pode, e efetivamente produz, organismos que exibem algo que parece ser mais que apenas regularidade, algo que parece um projeto intencional<sup>3</sup>. Lewontin (1984) afirma que esta é a principal mudança que o darwinismo introduz na biologia. Em suas palavras:

“[...] a natureza essencial da revolução darwiniana não é nem a introdução do evolucionismo como uma visão de mundo (já que historicamente este não é o caso), nem a ênfase na seleção natural como a principal força na evolução (visto que empiricamente este pode não ser o caso), mas sim a substituição de uma visão metafísica da variação entre os organismos por uma visão materialista” (1984, p. 4).

Após a morte de Darwin, em 1882, várias correntes se formaram na biologia, com o darwinismo experimentando um certo ocaso. A redescoberta das leis de Mendel, em 1900, polarizou as discussões em dois campos: os mendelianos contra os naturalistas. Os últimos se interessavam pela diversidade enquanto os geneticistas mendelianos buscavam explicar a transformação a partir do foco nos genes e suas características associadas. Segundo Ernst Mayr (1998), apenas a partir de uma nova geração de geneticistas, entre 1936 e 1947, foi possível uma síntese entre estas duas tradições de pesquisa, possibilitando o estabelecimento de

---

3 Seguimos aqui a concepção apresentada por Dennett (1998), que a desenvolve a partir de dois pontos: a concepção da atuação da seleção natural como equivalente a um algoritmo (cap. 2.5) e o princípio de acumulação de projeto [*design*] (cap. 3). Embora muito interessante, a discussão destes conceitos ultrapassa o escopo desta dissertação.

uma base comum à biologia, afirmando o gradualismo da evolução e robustecendo o pensamento populacional.

Em resumo<sup>4</sup>, a proposta de evolução por seleção natural da síntese neo-darwiniana pode ser entendida a partir dos seguintes atributos apresentados pelos organismos: herdabilidade das características dentro de uma história populacional, variação individual nas características, tendência dos organismos em aumentar seu número exponencialmente com a conseqüente competição por recursos limitados em um ambiente em constante mudança. Dadas estas condições, segue-se uma alta probabilidade de que alguma variação em uma característica torne seu possuidor mais bem adaptado e que este tenha uma maior chance de sobrevivência e assim tenda a deixar um número proporcionalmente maior de descendentes com a mesma variação nas gerações seguintes. Em resumo, qualquer entidade que apresente variação, reprodução e herdabilidade pode evoluir. Esse é o modelo causal que explicaria a fixação de certas características vantajosas nas populações.

A nova síntese resolveu uma série de problemas em biologia, possibilitando um novo significado para conceitos como evolução e espécie, e criando novas possibilidades para entendermos como os fenômenos evolutivos efetivamente operam nos casos individuais.

---

4 Seguindo a exposição de James Lennox (1992).

## **1.3. NÍVEIS DE SELEÇÃO**

### **1.3.1. UM PEQUENO HISTÓRICO**

O tema “Níveis de Seleção” tem sido objeto de estudo em biologia evolutiva praticamente desde que Darwin publicou sua teoria da evolução por seleção natural. A posterior composição entre a teoria original darwiniana com a nova compreensão dos fenômenos da hereditariedade, aliada à progressiva sofisticação das análises em etologia (disciplina que estuda o comportamento individual e social dos animais) e ao novo tratamento das questões biológicas, levou a um aumento significativo no grau de relevância do tópico ‘níveis de seleção’ em filosofia da biologia. Um número expressivo de pesquisadores, tanto biólogos quanto filósofos, tem se dedicado ao mesmo, produzindo uma bibliografia bastante abrangente.

A questão básica que se coloca neste debate é relativa ao nível biológico no qual a seleção natural opera, e é neste sentido que podemos entender os motivos que levaram importantes biólogos a considerarem-no relevante para a solução de questões empíricas e metodológicas no contexto da Biologia Evolutiva. Por tratar diretamente com a base causal da teoria de evolução e com seus conceitos fundamentais, as análises efetuadas levaram ao desenvolvimento de um instrumental conceitual bastante amplo, não só em relação a conceitos biológicos, como aptidão e adaptação, mas também em relação a questões tipicamente filosóficas, tais como causalidade, realismo e reducionismo.

Como vimos até agora, para o darwinismo a competição é constitutiva do mundo vivo, ocorrendo prioritariamente entre organismos. A evolução operaria



favorecendo, ou desfavorecendo, estes e não entidades de nível superior, tais como grupos, espécies ou ecossistemas. Naturalmente, por desconhecer os mecanismos de hereditariedade, Darwin nem cogitava a possibilidade de seleção em níveis mais baixos. Portanto, inicialmente o indivíduo era considerado como o único objeto de seleção. Com o desenvolvimento da biologia, em especial da genética e da etologia, este foco no indivíduo passou a ser questionado, com a suposição da existência de seleção tanto em níveis superiores como inferiores.

Historicamente, foi a impossibilidade de explicar alguns comportamentos observados em animais apenas pela seleção individual que levou aos primeiros questionamentos sobre se o indivíduo era o único nível de seleção possível. Segundo Elliott Sober e David Sloan Wilson (1994), a necessidade de se definir a unidade de seleção entre o organismo e o grupo surge quando se procura explicar o altruísmo. Entendemos que o conceito de 'luta pela sobrevivência' traz consigo a percepção de que o comportamento egoísta seria sempre o esperado. O fato de o comportamento altruísta<sup>5</sup>, entendido como aquele cujo efeito aumenta as expectativas de sobrevivência de outro às custas da diminuição de suas próprias, ser tão comum na natureza é que necessitaria, portanto, de uma explicação. Se a única unidade de seleção fosse o organismo, seria de se esperar que não houvesse a evolução de traços altruístas. Passou-se a postular que haveria no mínimo um nível superior no qual a seleção natural poderia operar: o grupo. O pressuposto básico desta proposta é que o grupo como um todo se beneficiaria quando um indivíduo altruísta se encontrasse no mesmo. Apresentando um exemplo: em várias espécies de pássaros ocorre um comportamento conhecido como 'gritos de alarme', que é basicamente a emissão de um aviso por um dos pássaros quando este

---

5 Segundo WRIGHT (1980), o uso do termo altruísta, no contexto biológico aqui apresentado, foi introduzido por J.B.S. Haldane em 1932, no livro *The Causes of Evolution*.

percebe a presença de um predador. Com isso, o bando todo busca um refúgio, mas o passaro que gritou pode atrair o predador para si. A explicação para a evolução deste comportamento por seleção de grupo afirma que o mesmo pode estabelecer-se apesar de o pássaro que emite o aviso ter suas chances de sobrevivência e reprodução diminuídas, pois o comportamento favorece os demais membros do grupo. Eric Charnov e John Krebs (1975) apresentam o argumento desenvolvido por Roberto L. Trivers no artigo “The Evolution of Reciprocal Altruism” de 1971 da seguinte maneira: “Ele [Trivers] argumenta que mesmo que o pássaro sentinela [*caller*] se coloque em um maior perigo imediato, os gritos de alarme podem evoluir se os falcões forem menos efetivos em, ou tenham menor tendência a iniciar, ataques a grupos com sentinelas [*callers*]” (p. 108). A presença do sentinela aumentaria a aptidão (conceito que mede a taxa de reprodução diferencial) de todos os indivíduos do grupo, portanto, grupos com uma pequena quantidade de sentinelas evoluem.

Este exemplo também nos ajuda a perceber que embora muitas vezes não haja perdas explicativas quando se aplica a concepção de seleção de grupo a um determinado comportamento, a explicação ao nível do indivíduo tende a ser mais parcimoniosa<sup>6</sup>. No caso, o comportamento dos pássaros que emitem gritos de alarme poderia ser explicado de forma mais simples considerando-se que a aptidão do sentinela não diminui com a emissão do alarme, ao contrário, este pássaro encontra-se em uma posição privilegiada, pois sabe exatamente a localização do predador. Ao gritar, gera um movimento no bando que atrai a atenção do predador, aumentando a sua própria possibilidade de encontrar um refúgio melhor. Ambas as explicações são possíveis, mas a segunda apresenta a vantagem de invocar uma

---

6 O princípio de parcimônia afirma que em face de mais de uma explicação para um dado fenômeno, devemos adotar a mais simples. Portanto, estamos usando parcimonioso como sinônimo (ou quase) de simplicidade.

menor quantidade de mecanismos para explicar o mesmo fato.

Se a etologia foi a disciplina que impulsionou tanto a proposta de seleção individual quanto a de seleção de grupo, foi o desenvolvimento da genética que levou à admissão de uma nova unidade de seleção: o gene. Segundo Richard D. Alexander e Gerald Borgia (1978), esta proposta ganha atenção a partir dos trabalhos de William D. Hamilton, saindo fortalecida por refletir a tendência atomista dos geneticistas de populações. A partir da teoria do “gene egoísta”, proposta por Dawkins em 1976, o debate se intensificou, incluindo pelo menos três níveis: gene, indivíduo e grupo. Novos conceitos se tornam necessários para a melhor compreensão do tema, e Dawkins cria os termos ‘replicadores’ e ‘veículos’, afirmando que quando se trata de unidades de seleção a ênfase deveria ser apenas sobre os replicadores. No livro *O Gene Egoísta*, encontramos as primeiras definições do conceito de replicador, como um tipo de entidade que “[...] possuía a propriedade extraordinária de ser capaz de criar cópias de si mesma” (DAWKINS, 2001, p. 13), e do conceito de veículo como “máquinas de sobrevivência” construídas pelos replicadores. David Hull (1980) considera que estes conceitos são importantes, mas precisam ser modificados, e propõe o conceito de replicador como qualquer entidade que transmite sua estrutura diretamente por meio da replicação, de interagente para as entidades que interagem com o ambiente, como um todo coeso, de tal forma que influenciam sua própria capacidade de sobrevivência e reprodução, e de linhagem para o conjunto de organismos conectados pelos processos de reprodução e seleção, ou seja, as entidades efetivamente em ação na evolução darwiniana. Esses conceitos foram considerados tão relevantes que Robert Brandon propõe a distinção entre os debates: unidades de seleção quando se trata de replicadores e níveis de seleção quando o foco são os interagentes.

Embora grande parte deste debate tenha se dado durante os anos 1980, tendo atingido uma espécie de impasse no início dos anos 1990, o assunto não foi abandonado. Surgem novas modelagens do processo de seleção natural que sugerem um modelo hierárquico, no qual as forças seletivas atuam simultaneamente em vários níveis. Este modelo tem sido defendido por uma corrente importante de filósofos, do qual podemos destacar nomes como os de Sober e Wilson. Seguindo a exposição de Laurent Keller (1999), entendemos que o debate sobre níveis de seleção continua produzindo resultados empíricos e metodológicos relevantes, os quais têm sido atualmente usados por vários biólogos na avaliação do desenvolvimento da hierarquia existente no mundo biológico. Keller afirma que os dois assuntos que despertam mais interesse nos centros de pesquisa multinível buscam respostas às seguintes questões: “(1) Como a seleção natural entre veículos biológicos de níveis inferiores cria veículos de nível superior, e (2) dado que existem múltiplos níveis de veículos, como a seleção natural em um nível afeta a seleção em níveis inferiores ou superiores” (p. 7). Keller propõe uma analogia com a física de partículas, entendendo os veículos de nível superior como sendo compostos de veículos de nível inferior. Cada um destes veículos experimenta forças evolutivas bipolares de atração e repulsão, a primeira significando a tendência à cooperação entre parceiros de mesmo nível, e a segunda refletindo a competição entre os mesmos. Além destas duas forças, ainda atuaria no sistema uma força centrífuga, representando a aptidão de um veículo que deixa o grupo. Este modelo permitira responder as duas questões acima propostas, a partir de pontos levantados pela pesquisa empírica. Por exemplo, no estudo da origem da vida seria relevante a definição de quais forças evolutivas de atração ligam veículos de nível inferior (pedaços de DNA, cromossomos ou células) em veículos intermediários

(organismos multicelulares). Conceitos usuais em biologia, como a 'vantagem do maior tamanho' e 'divisão de trabalho', poderiam ser descritos através da interação de forças proposta neste modelo. Da mesma maneira, a compreensão de como os veículos intermediários se agrupam em veículos de nível superior (grupos sociais) poderia ser descrita nos termos deste modelo. Por exemplo, a necessidade de encontro de um parceiro em espécies sexuais poderia ser descrita em termos de forças de atração temporárias. Outro ponto interessante que podemos ressaltar é que, neste modelo, a atuação das forças de atração, repulsão e centrífuga nas entidades de nível inferior é que moldaria as propriedades dos veículos intermediários. Assim, a separação das linhagens de células reprodutivas do restante das células do organismo, considerada como uma etapa importante para o desenvolvimento da individualidade, poderia ser entendida como um mecanismo de redução das forças repulsivas, já que torna necessária a integridade do organismo para a reprodução.

### **1.3.2. DEFININDO: ALVO, UNIDADE E NÍVEL DE SELEÇÃO**

Na seção anterior apresentamos um histórico do debate em torno do tema 'níveis de seleção', enfatizando a questão central do mesmo: a definição do nível biológico no qual a seleção natural atua. Para tanto, referimo-nos à distinção entre unidades de seleção e níveis de seleção, porém, sem explicitar a definição destes termos, o que procuraremos fazer nesta seção a partir da exposição de Templeton (2006).

Templeton introduz a distinção entre unidades e alvos de seleção a partir do conceito de 'unicidade do genótipo', que foi desenvolvido originalmente por Mayr e

corresponde à afirmação de que o indivíduo deve ser considerado como um todo, não podendo ser divisível nos genes que o compõem. Mayr afirma que é o indivíduo que “vive ou morre, se acasala ou não, é fértil ou estéril”. Em outros termos, é apenas o indivíduo que tem visibilidade quando a questão em foco é a atuação da seleção natural e, neste sentido, o genótipo teria uma unicidade com o indivíduo devendo ser considerado como o único alvo de seleção. Esta afirmação é interessante, porém, encerra um problema já que os indivíduos que apresentam reprodução sexuada geram descendentes com um genótipo diferente e posteriormente morrem, portanto, não existe uma continuidade dos genótipos ao longo do tempo. Esta constatação levou Mayr a postular que o indivíduo seria o alvo de seleção, mas não a unidade que permanece e responde à evolução. Partindo desta afirmação, Templeton define ‘unidade de seleção’ como “o nível de organização genética que permite a previsão da resposta genética à seleção” (2006, p. 408), e ‘alvo de seleção’ como “o nível de organização biológica que exhibe o fenótipo sob seleção” (2006, p. 409). Para que o processo seletivo seja visto de forma integral, seriam necessários ambos os conceitos, e é neste sentido que ele afirma: “A unidade de seleção é sempre algum nível de organização *genética* recorrente no espaço e no tempo. O alvo de seleção é algum nível de organização *biológica* que exhibe um fenótipo que influencia a probabilidade da recorrência da unidade de seleção no tempo e no espaço” (TEMPLETON, 2006, p. 409).

As distinções acima apresentadas nos parecem condizentes com a proposta de Brandon de classificação do debate sobre níveis de seleção, que apresentamos na seção anterior. Brandon avalia que os conceitos de replicador e interagente, propostos por Hull, são fundamentais para o entendimento dos ‘níveis de seleção’, enquanto Templeton afirma a necessidade da distinção entre unidade e alvo de

seleção. Consideramos que, em certa medida, estes conceitos apresentam uma equivalência, pois em biologia os genes são os replicadores por excelência, sendo o foco quando o debate é sobre unidades de seleção. Já quando o debate ocorre em torno do nível de organização biológica que efetivamente responde à seleção, o foco a ser considerado são os interagentes, os próprios alvos de seleção.

### **1.3.3. UM EXEMPLO - O CASO DO CAMUNDONGO *Mus musculus***

Embora estejamos apresentando este trabalho a partir do ponto de vista da seleção gene-cêntrica, para entendermos melhor o escopo do debate aqui proposto é interessante apresentarmos um caso no qual a questão dos níveis de seleção tem relevância explicativa, sendo necessário invocar a atuação da seleção natural em vários níveis para explicar o fenômeno observado. Aproveitamos também para explicar alguns termos e processos genéticos, que consideramos necessários para o entendimento da teoria do 'gene egoísta'.

O caso que escolhemos é o dos camundongos *Mus musculus*, conforme estudados por Richard C. Lewontin e Leslie Dunn (1960)<sup>7</sup>. Estes camundongos vivem em pequenos grupos (demes), com o cruzamento entre machos e fêmeas ocorrendo apenas entre membros do mesmo grupo.

Normalmente, nos organismos diplóides, isto é, que carregam os cromossomos ao pares, a formação dos gametas atende ao que se conhece por 'justiça da meiose'. Ou seja, durante o processo de meiose, os cromossomos se separam com a distribuição de cada cromossomo do par homólogo para as células sexuais em proporção igual. Cada um dos cromossomos carrega uma série de

---

<sup>7</sup> Ver TEMPLETON (2006, p. 422-424) para uma apresentação rigorosa do mesmo exemplo a partir dos conceitos de genética de populações.

genes, que podem se apresentar em mais de uma forma alternativa (alelo). O par de cromossomos pode conter o mesmo alelo de um gene, caso em que o organismo é considerado homocigoto para aquele gene, ou alelos diferentes, caso em que o organismo é heterocigoto. Apesar da divisão equitativa dos cromossomos com seus respectivos alelos ser o padrão, existem casos nos quais esta regra é subvertida e um dos alelos do gene tem uma representação maior do que os cinquenta por cento esperados após a divisão meiótica. Nestes casos, considera-se que o alelo que possui esta maior representatividade é um alelo distorcedor da segregação da meiose.

A análise genética dos camundongos *Mus musculus* mostra que eles apresentam um alelo em uma proporção diferente da esperada no processo normal de meiose. Eles possuem um gene que apresenta um *t*-alelo, isto é, um distorcedor da segregação na meiose. No caso dos camundongos machos heterocigotos, que contêm dois alelos distintos, quando um deles é o *t*-alelo, a proporção de espermatozoides contendo o mesmo é de 85 por cento, em vez dos 50 por cento usualmente esperados. Isto nos levaria a considerar uma forte pressão seletiva favorável a cromossomos que contenham o *t*-alelo. Porém, este não é o único efeito do *t*-alelo, pois os machos que o possuem nos dois cromossomos são estéreis. Neste caso poderíamos entender uma forte pressão seletiva contrária aos organismos que contenham o *t*-alelo. Em resumo, machos heterocigotos para o *t*-alelo produzem mais espermatozoides contendo o *t*-alelo e machos homocigotos para o *t*-alelo não produzem nenhum.

A partir destes dois processos contrários, Lewontin e Dunn efetuaram uma previsão da frequência que o *t*-alelo teria na natureza. Porém, a frequência real se mostrou bem mais baixa que a prevista, o que indicava a ação de uma terceira força.



Para encontrar a mesma, foi necessário entender a estrutura populacional dos grupos desta espécie. Como já vimos, os camundongos se organizam em pequenos grupos, com cruzamento apenas interno. Grupos em que ocorrem machos heterozigotos devem possuir um alto número de fêmeas que possuem o *t*-alelo, recebido a partir de seu pai, e também um número de machos homozigotos e estéreis. Novos grupos são formados e no caso das fêmeas pertencerem a grupos nos quais todos os machos são homozigotos para o *t*-alelo, elas não têm filhotes, o que, com o tempo, leva o grupo à extinção. Ou seja, a aptidão, conceito que mede a taxa de reprodução diferencial, das fêmeas dependeria não apenas de seu genótipo, mas também do grupo ao qual pertencem, o qual tem um papel determinante sobre a aptidão. Isto explicaria o fato de a frequência do *t*-alelo ser menor na natureza do que na previsão inicial. Neste caso, haveria uma conjugação de três forças seletivas agindo em duas direções: a seleção cromossômica favorecendo o *t*-alelo e a seleção individual e de grupo desfavorecendo o mesmo.

#### **1.3.4. SELEÇÃO INDIVIDUAL**

A teoria de evolução por seleção natural propiciou um novo campo explicativo para a presença de determinadas características nos seres vivos e para as causas de seu comportamento. É uma teoria causal, na qual as características e comportamentos podem ser entendidos a partir de dois tipos de explicações válidas, que postulam causas próximas ou causas remotas. As primeiras permitem avaliar como os seres vivos operam, sendo baseadas em estudos nos campos da etologia, anatomia e fisiologia. As causas remotas são as evolutivas, que passaram a ser compreendidas a partir da teoria de evolução darwiniana. FERREIRA (2003)

apresenta um exemplo interessante, no qual podemos distinguir estes dois tipos de respostas, ambas apresentadas à questão de por que uma determinada ave inicia seu processo migratório. A resposta que aplica causas próximas explicará que o menor período de luz solar desencadeia uma resposta hormonal e neurológica na ave, que inicia a migração. A outra resposta possível propõe uma explicação deste comportamento como sendo o resultado de um processo evolutivo no qual a ave adaptou-se à disponibilidade sazonal de alimento, com as populações que, por mutação, desenvolveram o comportamento hereditário de migrar tendo uma maior viabilidade, com a conseqüente fixação do traço. Sober (1998, p. 482) afirma que a distinção entre causas próximas e causas evolutivas nas explicações biológicas é uma ferramenta interessante para entendermos a aparência de projeto [*design*] na natureza: “O desenho [*design*] dos sistemas é explicado pela evolução por seleção natural ao longo do tempo, enquanto seu funcionamento particular é explicado por condições locais”.

Segundo Lewontin (1970), a teoria de Darwin é geral e propicia um sistema preditivo para explicar mudanças em todos os níveis da organização biológica. Como já vimos (seção 1.2), qualquer entidade que apresente variação, reprodução e herdabilidade pode evoluir. Para que a evolução ocorra por seleção natural é necessário que essas estejam presentes na forma de variação fenotípica, aptidão diferencial e hereditariedade da aptidão, o que ocorre com os seres vivos. O fato de Darwin ter apresentado suas posições a partir de uma análise centrada em indivíduos não invalida que a teoria seja aplicada a todos os níveis de organização biológica, pois os princípios da teoria permitem que a mesma seja ampliada. Para a compreensão da seleção como um mecanismo causal é necessário determinar qual a unidade na qual a mesma opera. Lewontin entende que se pode aplicar o conceito

de seleção individual sempre que apenas o conhecimento do genótipo do indivíduo e das variáveis ambientais relevantes seja suficiente para a compreensão do processo. Ele afirma que, embora não seja aplicável a todos os casos, o teorema de Fisher para seleção natural, que declara que a taxa de mudança adaptativa de uma população em um dado período é limitada à quantidade de variação genética presente nas unidades que estão sendo selecionadas, tem duas conseqüências importantes quando o assunto são níveis de seleção. A primeira é que a rapidez de resposta às pressões seletivas depende da herdabilidade das diferenças em aptidão, herdabilidade que é tanto mais alta quanto mais baixo nos níveis de organização biológica a unidade se encontra; uma célula tem um nível de herdabilidade maior que um organismo, pois não há mudanças entre essa e suas células descendentes. A segunda conseqüência é que a taxa de evolução é dependente da taxa de reprodução e mortalidade, ou seja, o tempo do ciclo de vida da unidade selecionada é relevante. Isto, aliado ao fato de serem os organismos que percebemos estar em processo evolutivo, fez com que a resposta mais imediata para a questão da determinação do nível no qual a seleção natural atua fosse o indivíduo; estes seriam, portanto, os focos de atuação da seleção. Essa foi realmente a primeira resposta que se teve relativamente à questão da unidade foco de seleção. Segundo Stephen Jay Gould (1984), para Darwin toda seleção se daria no nível do indivíduo. A centralidade do conceito de 'luta pela sobrevivência' para a teoria darwiniana e o fato desta ocorrer diretamente entre organismos o levou a concluir que a evolução beneficia ou prejudica os indivíduos e não entidades de nível superior, tais como espécies ou ecossistemas. Naturalmente, por desconhecer os mecanismos de hereditariedade, Darwin nem cogitava na possibilidade de seleção em níveis mais baixos que o organismo, efetuando uma relação direta entre

o indivíduo e a luta pela sobrevivência, como podemos perceber no seguinte trecho:

“Em relação ao que ocorre na natureza, é absolutamente necessário termos em mente as seguintes considerações: nunca nos esquecermos de que todo ser organizado que vive em torno de nós se esforça ao máximo, por assim dizer, para crescer e multiplicar-se; que cada um, pelo menos em determinados períodos de sua vida, tem de lutar para sobreviver; que uma destruição considerável inevitavelmente incide sobre os mais jovens ou sobre os mais velhos, seja em cada geração, seja a intervalos periódicos” (DARWIN, 2002, p. 83).

O fato de serem sempre indivíduos que interagem com o meio ambiente e que produzem descendência diferencial conduziu Darwin à postulação do indivíduo como sendo a unidade de seleção fundamental; o que não significou que deixasse totalmente de considerar a possibilidade da existência de algum mecanismo de seleção de grupo relevante para o desenvolvimento de comportamentos sociais complexos tais como o altruísmo. Embora este tópico não seja desenvolvido no livro *A Origem das Espécies*, podemos vê-lo indicado: “Nos animais gregários, [a seleção natural] adapta a estrutura de cada indivíduo em prol da comunidade; cada qual, conseqüentemente, é beneficiado pela modificação adquirida” (DARWIN, 2002, p. 100).

Esta posição monolítica não se manteve, e o debate em torno da existência e amplitude das unidades de seleção tomou corpo. O desenvolvimento da biologia, em especial da genética e da etologia, levou a questionamentos relativos à relevância da unicidade do foco no indivíduo e a suposições sobre a existência de seleção tanto em níveis superiores como inferiores ao do organismo. Historicamente, a primeira alternativa a ser vista com uma possível unidade de seleção foi o grupo, porém, questões bastante próximas induziram à proposição da seleção gênica em um curto espaço de tempo. A existência de comportamentos altruístas entre os animais e a dificuldade de explicação por meio de seleção apenas no nível do indivíduo foi um forte motivador da busca por mecanismos de seleção em outros níveis. A fundação da etologia na década de 1930 por Konrad Lorenz, Niko

Tinbergen e Karl von Frisch e o desenvolvimento da teoria neodarwinista a partir de 1960 foram essenciais aos questionamentos da seleção individual como o único nível de seleção. Estudos do comportamento animal, vistos agora como relativos à evolução, apresentaram tantos problemas que parecia necessário postular outro nível de seleção. Isto, aliado ao fato da especiação ser considerada como uma consequência do processo de seleção natural, levou à inclusão da espécie como sendo relevante para o mecanismo de seleção natural, e, portanto, atuando como um nível de seleção. O estudo de diversos casos nos quais os indivíduos apresentavam um comportamento altruísta provocou novas abordagens, em especial as de seleção de grupo e de parentesco. Segundo essas abordagens, como traços altruístas são ruins para o indivíduo e bons para o grupo, se o único nível de seleção fosse o organismo não haveria a evolução de traços altruístas. Apesar de todos esses desenvolvimentos e novas propostas, a seleção individual se mantém até os anos 1990 como a resposta padrão para a maioria dos pesquisadores.

### **1.3.5. SELEÇÃO DE GRUPO**

O biólogo Vero C. Wynne-Edwards foi um dos primeiros defensores da possibilidade de seleção de grupo. Em seu livro *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, de 1962, usa o fato de que em muitas espécies o tamanho das populações parece ser auto-regulado como base para postular a atuação da seleção em nível do grupo, afastando-se do tratamento usual que considerava as restrições externas como a melhor explicação para essa constância. Wynne-Edwards afirma que haveria um comportamento altruísta dos indivíduos em favor do grupo, o qual

seria a unidade que efetivamente sobreviveria. Esta teoria foi bastante criticada. Cassidy (1978, p. 578) considera que as primeiras críticas à teoria de seleção de grupo se constroem a partir de três pontos: sua incapacidade para suportar a tradição anterior, a afirmação que as suposições empíricas nas quais esta teoria se baseia serem provavelmente falsas e que a mesma seria supérflua. Não é nossa intenção explicitar estes pontos em cada uma das críticas que vamos apresentar, mas procuraremos indicar os mesmos. Além disto, grande parte das críticas está posta a partir do argumento de que a seleção interna às populações é bem mais intensa do que entre populações diferentes. É interessante notar que este argumento tem sua base em alguns dos conceitos fundamentais da teoria de seleção natural, estando em plena sintonia com o teorema de Fisher e com as conseqüências que Lewontin apresenta para o mesmo (ver seção 1.3.4). Se utilizarmos a classificação acima apresentada por Cassidy, diríamos que esta posição parte do ponto de que a seleção de grupo, em alguma medida, não daria suporte a tradição darwinista.

Para George C. Williams, no livro *Adaptation and Natural Selection*, de 1966, o critério de parcimônia tem um papel significativo na rejeição da seleção de grupo, ou, nos termos de Cassidy, afirma que o conceito de seleção de grupo seria supérfluo. Williams apresenta explicações alternativas, no nível de seleção individual, para cada um dos exemplos de Wynne-Edwards, afirmando que a possibilidade de uma explicação mais simples, que necessita de menos níveis explicativos, tornaria desnecessária a postulação da seleção de grupo. A morte por senescência, por exemplo, não precisa ser considerada como uma característica que garante a manutenção de recursos para a população, mas simplesmente como o resultado da seleção de indivíduos que alcançam a idade reprodutiva mais cedo.

Os seres vivos morrem não somente em decorrência de fatores ambientais ou doenças, pois a decadência biológica é parte de seu desenvolvimento normal. Segundo Nesse (1988), existem dois tipos principais de explicação evolutiva para a morte por senescência. A primeira seria que os genes que regulam esta característica nunca foram sujeitos a pressão seletiva, visto que afetam a aptidão somente em uma idade posterior à reprodutiva. A segunda explicação afirma que os genes que respondem pela senescência foram selecionados a favor devido a seus efeitos positivos na aptidão dos indivíduos quando jovens, com a senescência sendo o resultado de efeitos pleiotrópicos (múltiplos) destes genes em uma idade mais avançada. Esta segunda é a proposta de Williams, que a considera mais parcimoniosa, pois para a mesma é necessário apenas um nível explicativo, com a seleção individual respondendo integralmente pela evolução desta característica. Também outros comportamentos, como os gritos de alarme<sup>8</sup> e o cuidado maternal, seriam mais bem explicados por seleção de parentesco, um tipo de seleção individual no qual o grau de relacionamento genético entre dois indivíduos é relevante, pois um gene que apresentar, como um de seus efeitos, o aumento das chances de sobrevivência de suas cópias em algum parente poderá ser selecionado positivamente. Além destes, Williams apresenta outro argumento baseado no mesmo tipo de sistematização dos princípios de seleção natural efetuado por Lewontin, afirmando que a variação gênica normalmente sofre maior influência do nível mais baixo, no caso, o indivíduo, o que confirmaria não haver a necessidade de se considerar a seleção de grupo como um fator preponderante para a seleção.

Hull (1980) também critica a posição de Wynne-Edwards, a partir de um ponto diferente, argumentando que ele efetuou uma escolha inapropriada de seu caso

---

8      Detalhamos este conceito na seção 1.3.1.

central de estudo, a auto-regulação de tamanho nas populações, isto apesar de ter o tipo de grupo correto em mente, que são os grupos com alto nível de organização que exibam características próprias. A importância desse tipo de grupo não teria sido corretamente entendida por muitos pesquisadores posteriores, que trataram como grupos passíveis de seleção a qualquer grupo de indivíduos espacialmente próximos. Ainda assim, Hull assume a inexistência da seleção de grupo, pois: “Qualquer coisa que possua as características necessárias para ser selecionado no mesmo sentido no qual organismos são selecionados tem as características necessárias para ser tratado como um indivíduo e não como um grupo” ( HULL, 1980, p. 313). Para Hull, uma boa definição de indivíduo desmonta a postulação de seleção de grupo.<sup>9</sup>

Embora estas sejam críticas importantes e vários pesquisadores, como Elisabeth Lloyd (2001), afirmem que a posição mais aceita atualmente é que as condições para a ocorrência de seleção de grupo são bastante restritas, sendo raras na natureza, o conceito de seleção de grupo não deixou de ser considerado como um possível campo explicativo. Alexander e Borgia (1978), por exemplo, consideram que: “Até o ponto em que a seleção de grupo significa simplesmente a ocorrência de extinção (ou reprodução) diferencial de grupos de indivíduos, nenhum biólogo negaria sua existência” (p. 450). Mesmo nesses termos, as condições para que a seleção de grupo ocorra seriam empiricamente incomuns, pois os grupos em questão deveriam ser próximos o suficiente para repor os grupos extintos, mantendo ao mesmo tempo a independência necessária para que exista a possibilidade da ocorrência de diferentes características em cada grupo. Portanto, para esses autores, a questão da relevância da seleção de grupo para a modelagem de

---

9 A definição do conceito de indivíduo é de grande relevância para o tema ‘níveis de seleção’. Apesar disso, decidimos não desenvolver a mesma nesta dissertação, por não ser uma questão central quando o foco é o ‘gene egoísta’.



características individuais permanece, com a modelagem de grupos que apresentam este tipo de estrutura populacional e sua posterior busca na natureza se apresentando como um dos poucos caminhos de análise das possibilidades da seleção de grupo que poderiam ser empreendidos. Argumentam que, de qualquer forma, a continuidade dessa análise estaria justificada, pois a estrutura e organização dos sistemas na qual a vida se apresenta parece ser resultado da seleção operando em diferentes níveis hierárquicos. Seria possível uma visão expandida de seleção de grupo que considerasse que “[...] as interações entre entidades de todos os níveis na hierarquia dos sistemas vivos podem ser consideradas em termos de sua contribuição para os padrões de reprodução” (ALEXANDER & BORGIA, 1978, p. 455). A seleção gênica ou individual poderia ser a responsável por estabelecer os grupos e espécies existentes, mas sua permanência ou extinção se daria por seleção de grupo. Alexander e Borgia não aceitam a afirmação de Dawkins de que espécies não são replicadores; para eles, espécies se multiplicam e dão origem a novas espécies, podendo ser consideradas como replicadores.

Sober (1984) procura demonstrar que a análise fundamental a ser feita não deveria buscar explicar a baixa ocorrência da seleção de grupo na natureza, mas mostrar que a controvérsia existente seria um dos sinais da indeterminação do conceito de seleção de grupo. Ele irá, então, procurar uma nova proposta para o mesmo, inicialmente examinando alguns dos conceitos aceitos por ambos os lados da disputa para posteriormente desmontar algumas de suas aparentes conseqüências. O primeiro ponto a apresentar uma concordância ampla são os requisitos aceitos por todos para que a seleção natural possa atuar: é necessário que exista uma variação nos objetos, que essa se reflita em sucesso reprodutivo

diferencial e que seja transmitida hereditariamente; em outras palavras, que exista variação hereditária em aptidão. Isto posto, Sober irá definir o conceito de aptidão da seguinte maneira: “A aptidão de um objeto é sua propensão, ou disposição, a ser reprodutivamente bem sucedido” (SOBER, 1984, p. 191). Porém, quando se busca determinar se um determinado conjunto de objetos está submetido a um mesmo processo seletivo, devemos considerar estas condições como necessárias, porém, não suficientes. Ou seja, para considerarmos que determinados objetos estejam sob um mesmo processo de seleção é preciso ainda que exista alguma influência causal comum que afete suas chances de reprodução, o que ocorre, por exemplo, quando estes objetos estão em competição. Sober ressalta que esta influência deve ser entendida tanto em termos do ambiente físico quanto das características biológicas dos organismos envolvidos. Após estabelecer estas condições como suficientes para que a seleção natural ocorra, Sober irá afirmar que embora os objetos clássicos da seleção natural sejam organismos que existem em uma dada população, nada impede que se examinem os grupos como estes objetos, pois estes também podem responder a estas condições. A concepção mais aceita afirmaria que: “A seleção de grupo irá envolver a seleção *entre* grupos, enquanto a seleção individual envolve a seleção dentro de grupos” (SOBER, 1984, p. 192).

Em resumo, apesar de ter sido alvo de muitas críticas, a proposta de seleção de grupo não foi completamente abandonada, permanecendo diversas propostas de revisão e desenvolvimento de conceitos que permitem uma análise mais detalhada da possibilidade de seleção de grupo como uma força evolutivamente relevante.

## 1.4. CONCLUSÃO

Neste capítulo procuramos apresentar um panorama histórico e filosófico das questões relativas ao tema 'níveis de seleção' que precedem a proposta da teoria do 'gene egoísta' de Dawkins, fazendo um resumo das noções de seleção individual e seleção de grupo. Vimos que a posição original de Darwin era que a unidade de seleção é o indivíduo, e que foi o próprio desenvolvimento da biologia, em especial da etologia e da genética, que possibilitou o surgimento de novas hipóteses de resposta à pergunta: 'qual a unidade que efetivamente é selecionada no processo de evolução por seleção natural?'. A seleção individual permanece a resposta ortodoxa, mesmo em face da proposta de seleção de grupo.

## **CAPÍTULO 2 – EXEGESE DOS LIVROS *O GENE EGOÍSTA E O FENÓTIPO ESTENDIDO***

Este capítulo acompanha de perto a exposição da teoria do ‘gene egoísta’ e a construção do conceito de ‘fenótipo estendido’ tal como Dawkins as efetua no livro *O Fenótipo Estendido*. Tomamos a decisão de incluir esta explicação mais pormenorizada por considerar que esta dissertação está sendo apresentada na Faculdade de Filosofia, e, portanto, a concepção de Dawkins não é bem conhecida. Em geral, os argumentos expostos são os de Dawkins, e buscamos colocar as referências às páginas do livro no início de cada assunto. Os nossos comentários estão sinalizados.

### **2.1. UMA INTRODUÇÃO AO PONTO DE VISTA GENE-CÊNTRICO**

Dawkins é etólogo por formação, possuindo um profundo interesse pelo comportamento animal, buscando explicações para o mesmo a partir da teoria darwiniana da evolução. Em seus livros *O Gene Egoísta*, de 1976, e *O Fenótipo Estendido*, de 1982, pretende apresentar uma visão pessoal sobre a evolução da vida, colocando em questão o ponto de vista tradicional que apresenta o indivíduo como o melhor ponto de partida para o entendimento de fenômenos adaptativos. O primeiro livro pode ser entendido como um livro de divulgação científica, no qual o autor se dirige ao público em geral. É no livro de 1982 que Dawkins irá aprofundar os conceitos necessários à fundamentação de sua teoria, além de introduzir o conceito de ‘fenótipo estendido’, que explicitaremos no curso deste trabalho.

Dawkins examina as implicações evolutivas do comportamento egoísta e altruísta, extraindo, a partir das mesmas, uma proposta bastante diferente, a teoria

do gene egoísta. Suas teses seguem a linha de pesquisa de Williams, sendo baseadas na análise etológica do comportamento animal a partir de uma interpretação bastante estrita da teoria darwiniana. Em seu livro *O Gene Egoísta* propõe a existência de um nível privilegiado de seleção, a gênica. Devido às suas características de variabilidade, hereditariedade e reprodução diferencial, os genes seriam o elemento que efetivamente se reproduziria. Para explicitar a diferença entre genes e organismos, introduz o conceito de 'replicador', equivalente à menor unidade capaz de fazer cópias de si mesma<sup>10</sup>. O replicador seria também a unidade mais estável e, portanto, mais apta a sobreviver e gerar descendência. Dawkins afirma que as capacidades de longevidade, fecundidade e fidelidade de cópia são as prioritariamente selecionadas, portanto, o replicador seria o nível de seleção por excelência. Os organismos não produzem organismos que sejam cópias fiéis de si mesmos, os grupos também não, os genes sim. A definição de gene que Dawkins usa é elaborada de forma a que esse sempre seja a unidade básica de seleção natural, considerando um gene como a menor porção de material cromossômico que dura potencialmente por um número suficiente de gerações para servir como unidade de seleção natural. Quanto menor a unidade genética, mais provável que muitos organismos a compartilhem e que, portanto, essa possua o maior número de cópias e dure pelo maior período de tempo. Com esta argumentação, Dawkins coloca sob nova perspectiva o problema do altruísmo, pensando-o como algo que só existe do ponto de vista do organismo, sendo o gene sempre egoísta.

Cabe aqui um esclarecimento sobre o uso de termos antropomórficos e teleológicos, tais como o uso do qualificativo 'egoísta' para o gene. Naturalmente o uso destes termos por Dawkins e pelos demais biólogos é sempre figurado. Embora

---

10 Mantivemos aqui o enunciado original de Dawkins, apesar do uso teleológico da linguagem, conforme explicitado em seguida.

exista uma tendência filosófica em evitar este tipo de uso da linguagem, o mesmo é bastante comum na biologia, sendo inclusive objeto de controvérsia entre reducionistas que buscam eliminar este tipo de utilização e emergentistas ou instrumentalistas que tendem a justificar a necessidade de uso de analogias ligadas a causas finais e intencionalidade. Não é foco deste trabalho analisar a complexidade dos argumentos e conceitos envolvidos neste debate<sup>11</sup>; apenas a título de exemplo, podemos examinar, grosso modo, os conceitos de adaptação e função como casos nos quais os biólogos argumentam em favor de um uso positivo da teleologia. Em geral, quando um biólogo examina uma determinada característica de um organismo supondo que seja uma adaptação, ele o faz através da resposta à pergunta ‘para quê?’, ou seja, investiga qual seria a função desta característica, no sentido de avaliar sua finalidade para o organismo e assim definir sua relação com a aptidão do indivíduo que a possui, fazendo uso de analogias de forma a determinar os processos físicos, químicos e biológicos que levaram à evolução e fixação desta característica. Com estas considerações, podemos excluir as críticas mais superficiais feitas à teoria do gene egoísta, que a acusam de conferir intencionalidade aos genes. GOULD (1984, p. 122), um dos principais críticos de Dawkins, esclarece que: “Quando ele [Dawkins] afirma que genes se esforçam para fazer mais cópias de si mesmo, ele quer dizer: “a seleção opera no sentido de favorecer genes que, por acaso, variam de tal forma que mais cópias sobrevivem nas gerações subseqüentes”. Estas duas formas de compor a frase são significativas das duas formas de expressão em biologia, a primeira aceita o uso de metáforas intencionais e a segunda busca um maior rigor teórico. Procuraremos, nesta dissertação, usar deste rigor, reescrevendo as afirmações quando as mesmas

---

11 Uma boa introdução a este debate está em FERREIRA (2003).

aparecerem, como é comum no texto de Dawkins, carregadas de intencionalidade. Outro ponto importante para nós é compreender os motivos que levaram Dawkins a considerar que sua posição é ortodoxa, sendo diferente apenas por ser expressa de forma não habitual. Sua teoria causou um impacto significativo, tendo defensores e críticos enfáticos. Teóricos das mais diversas correntes evolutivas criticaram seus argumentos e, especialmente, o tratamento monolítico que ele deu ao tema.

Analogamente ao conceito de replicador, Dawkins introduz o de veículo, as 'máquinas de sobrevivência' que propagam os replicadores. Embora ambos os conceitos sejam relevantes para o desenvolvimento posterior dos estudos de níveis de seleção, o conceito de veículo é considerado problemático por diversos pesquisadores. Estes conceitos e os outros argumentos de Dawkins favoráveis a seleção gênica são melhor apresentados em seu livro *O Fenótipo Estendido*.

A proposta de Dawkins está baseada em uma divisão não clássica dos níveis de hierarquia biológica. Embora reconheça que a categorização dos fenômenos biológicos em gene, célula, órgão, organismo, população e ecossistema é relevante para diversos fins em biologia, afirma que, para explicar adaptações evolutivas geradas por seleção natural é necessário outro tipo de categorização. Propõe classificar as entidades biológicas a partir dos conceitos acima apresentados, de 'replicadores' e 'veículos', considerando que esta distinção é mais significativa, oferecendo explicações mais parcimoniosas. De forma simplificada podemos definir replicadores como entidades capazes de conservar sua estrutura ao longo do tempo e veículos como 'máquinas de sobrevivência' elaboradas pelos replicadores. É uma visão gene-cêntrica, visto que defende que o nível de seleção que melhor proporciona uma explicação dos comportamentos adaptativos é aquele que considera replicadores como a unidade de seleção, replicadores cujo melhor

exemplo são os genes. Seu foco nos genes como a entidade que é efetivamente selecionada não o distancia do conceito de indivíduo, como poderia parecer à primeira vista, mas o conduz a novas perguntas acerca da organização da vida. Consideramos que Dawkins está buscando questionar, o quanto seja possível, a própria organização da percepção humana, que, ao analisar um comportamento ou estrutura, tende a considerá-los como dotados de interesse ou propósito. O fato de percebermos os indivíduos como uma entidade dotada de intencionalidade necessita de uma explicação, da mesma forma que é necessário explicar que estas mesmas entidades são constituídas de unidades menores. Outra questão importante para Dawkins é relativa à formação das entidades complexas que conhecemos como indivíduos. Os genes que tiveram maior sucesso evolutivo foram os que apresentaram um padrão de organização gregário, e isto é interessante o suficiente para que se estudem os motivos. Assim, quando o foco de interesse biológico é o indivíduo, a pergunta que Dawkins considera fundamental é: qual é o valor de sobrevivência que existe em empacotar a vida em unidades discretas chamadas organismos?

A proposta de Dawkins não é apresentar uma nova teoria, nem mesmo novas hipóteses ou modelos. Mesmo no livro *O Fenótipo Estendido*, destinado a especialistas, e no qual os conceitos apresentados em trabalhos anteriores são aprofundados, afirma que o ponto de vista gene-cêntrico e o conceito de fenótipo estendido apenas levam a uma melhor compreensão da evolução e do comportamento animal. Não propõe um novo mecanismo evolutivo, mas que o direcionamento do olhar para o gene, quando se trata de evolução adaptativa, tem um resultado positivo, pois possibilita o surgimento de diferentes alternativas explicativas, e, com isso, aumenta a possibilidade de encontrarmos explicações



mais parcimoniosas para os fatos observados. Dawkins defende que apesar de o próprio conceito de fenótipo estendido, centro do livro, não ser diretamente testável, a mudança de ponto de vista pode levar ao surgimento de novas hipóteses testáveis; com isso justifica a possibilidade de um texto teórico ter validade mesmo sem apresentar hipóteses testáveis. A mudança de ponto de vista é, em si mesma, importante, gerando novas abordagens na ciência. Essa posição permite que Dawkins faça um uso extensivo de experimentos mentais que embora não sejam, nem precisem ser, realistas, servem para clarificar nosso pensamento sobre a realidade.

Dawkins compara sua posição com o efetuar de uma tradução, da linguagem do indivíduo para a linguagem do gene, que, ele defende, apresenta uma série de vantagens. Embora entendamos o ponto defendido por Dawkins e consideremos que, em muitos casos, a linguagem gênica realmente apresente vantagens, em especial em relação à parcimônia explicativa, avaliamos que a tradução a que ele se propõe mantém a linguagem teleológica, e portanto deixa de considerar um ponto relevante e que poderia alterar o modo de expressão em biologia.

## **2.2. O COMPORTAMENTO ALTRUÍSTA**

Um dos focos de interesse da etologia é o estudo do comportamento altruísta, cuja explicação, como já apresentamos, foi considerada durante bastante tempo como um desafio à teoria evolutiva e sua ênfase na sobrevivência individual. Esse é o ponto de partida de Dawkins em *O Gene Egoísta*, livro que apresenta essa teoria de forma geral, e que consideramos, em especial pelo extensivo uso de linguagem não-teórica, como uma das primeiras incursões desse autor no que posteriormente

se tornaria um de seus grandes interesses: a divulgação científica da teoria da evolução darwiniana. Ele considera que os seres vivos podem ser examinados de distintos pontos de vista, com cada área da biologia possuindo um foco específico que permite uma melhor análise de seu objeto de estudo. Um cuidado comum a todas as áreas, em especial a que trata do comportamento adaptativo, é o distanciamento entre a maneira como a espécie humana aplica certos termos a si mesma e o conceito que está sendo apresentado pelo biólogo. O primeiro termo a aclarar é altruísmo: “[...] o comportamento é altruísta se favorece outros indivíduos às custas do altruísta” (DAWKINS, 1982, p. 57). Altruísmo aqui não deve ser entendido no campo da ética humana, âmbito no qual o altruísmo social é desejável, sendo aplicado tanto às famílias como a toda a espécie humana e eventualmente a todos os seres vivos. A não separação entre conceitos biológicos e termos da ética humana é um dos fatores que conduz a uma certa confusão nas respostas que a biologia apresenta quando se pergunta qual o nível de altruísmo que deve ser esperado segundo a teoria darwiniana. A expressão ‘Gene Egoísta’ deve ser entendida sempre como um ponto de vista, uma maneira de fazer novas perguntas para fatos e idéias familiares; evidentemente não é uma proposta que trate os genes como entidades dotadas de finalidade ou aplique aos mesmos o conceito de egoísmo como se aplica psicologicamente aos seres humanos. Embora Dawkins explicitamente qual o escopo do uso do termo ‘gene egoísta’, entendemos que este é um dos problemas que advêm do uso da linguagem teleológica e intencional em biologia. Embora o uso de metáforas e da linguagem finalista seja bastante comum em biologia, existem uma série de argumentos que advertem sobre o risco que esse uso representa, conforme já apresentamos (seção 2.1).

Os conceitos de aptidão<sup>12</sup>, definido como a contribuição que um determinado genótipo efetua para a próxima geração de uma população, e de aptidão inclusiva, que abarca a passagem dos genes não só através da reprodução própria, mas também pelo apoio à reprodução dos parentes, estão no cerne de um dos 'teoremas centrais' da etologia moderna. Este afirma que o padrão de ação que pode ser esperado do indivíduo é o comportamento de forma a beneficiar sua aptidão inclusiva, maximizando a passagem de seus genes às próximas gerações tanto através de reprodução própria quanto através do apoio à de seus parentes. Isso, aliado às teses de Darwin, que consideravam o indivíduo como centro focal, induziu vários biólogos, em especial quando interessados em explicações funcionais, à suposição de que o organismo individual é a unidade apropriada de trabalho e que os comportamentos devem ser entendidos em termos de conflito entre indivíduos que tendem a maximizar sua aptidão inclusiva. Para Dawkins a primeira afirmação não conduz necessariamente à segunda, e o fato histórico da atenção sobre o indivíduo não deve conduzir à concepção do indivíduo como o foco natural da biologia, ele é um dos níveis de organização da vida, isto é evidente, mas não reflete uma necessidade. A vida poderia não ter evoluído no sentido do indivíduo, e assim este não deve ser tomado de forma naturalizada. A proposta de Dawkins em *O Fenótipo Estendido* é desconstruir lentamente esse foco no indivíduo, buscando mostrar que, quando se trata de explicar comportamentos adaptativos, o foco no replicador geralmente proporciona explicações mais parcimoniosas.

---

12 Existem diversos problemas em relação à definição do conceito de aptidão, não os discuto por não considerá-los relevantes para o tema em questão. Entendo que Dawkins usa definições básicas de termos complexos, tal como gene ou aptidão, considerando que isto é suficiente para o desenvolvimento de seu trabalho.

## 2.3. SELECIONISMO OU DETERMINISMO?

Após apresentar sua definição de altruísmo e sua proposta de seleção gênica, Dawkins entende que é necessário expor seu ponto de vista sobre o papel do gene na determinação do fenótipo de um organismo. Irá defender que não é um determinista, uma das críticas mais comuns a sua posição, e que é possível compreender os fenômenos evolutivos sem que seja necessário explicitar os processos complexos pelos quais os fenótipos são gerados.

Dawkins defende que o nível no qual a seleção natural ocorre é o genético, o que conduz a que toda sua teoria se desenvolva em torno do conceito de gene. Já vimos (seção 2.1) a definição de gene que Dawkins usa, entendemos que é uma definição bastante ampla e que considera o gene apenas do ponto de vista da seleção natural.<sup>13</sup> Apesar disto, a centralidade do gene em sua teoria levou a uma série de críticas, em especial em relação ao determinismo de sua proposta. Dawkins (1982, pp. 18-29) não se considera um determinista, pois para ele essa afirmação embute uma confusão comum em biologia entre selecionismo e determinismo. Ambos são modelos causais; de forma preliminar, podemos entender o determinismo genético como a afirmação de que as relações entre o genoma e o organismo se dão em uma relação de causalidade unidirecional e rígida. Já o selecionismo gênico é o princípio que afirma que as características adaptativas são resultado da ação da seleção natural sobre os genes. Para Dawkins, a correta compreensão da seleção natural como 'sobrevivência diferencial de genes' mostra que a evolução se dá por selecionismo gênico, sendo que somente no âmbito do

---

13 O conceito de gene tem sido objeto de muita avaliação. Seria uma questão interessante avaliar como as mudanças no conceito de gene, desde a publicação de *O Fenótipo Estendido*, afetaram a posição de Dawkins e se seu conceito frouxo de gene resiste ou está adequado. Não iremos desenvolver esta temática, o que poderia ser feito a partir de Keller (2002) e El-Hani (2007).

desenvolvimento se pode falar, em algum sentido, em determinismo genético.

Para a correta compreensão da distinção acima é preciso considerar o conceito de causalidade e sua aplicação em biologia. Causalidade é um conceito de difícil demarcação tanto em ciência quanto em filosofia, não se podendo demonstrar definitivamente, de maneira operacional, que um evento C causa um resultado R particular. Assim sendo, a concepção que os biólogos geralmente adotam é a de trabalhar com esse conceito de forma simplificada, no âmbito da correlação estatística. A abordagem das influências genéticas fica muito mais clara quando se emprega esse método, pois a maioria das diferenças fenotípicas pode, em alguma medida, ser entendida como geneticamente afetada. Dawkins trata como evidente que o organismo não é definido por seu genoma, sendo que o mesmo somente se expressa em relação ao ambiente no qual está inserido. O foco no gene não é uma defesa do mito do determinismo genético<sup>14</sup>, é somente a afirmação de que diferenças genéticas são relevantes quando o que está em estudo é a evolução adaptativa. Se a passagem dos genes dos pais para os filhos é inexorável, seus efeitos fenotípicos claramente não o são, e a elucidação das interações entre os genes e o meio é o campo da embriologia do desenvolvimento. Fenótipos são gerados durante o desenvolvimento do organismo, em processos de grande complexidade e envolvendo uma série de fatores, tanto os presentes no genoma quanto no ambiente. No entanto, para o estudo da evolução não é necessário especificar esses processos, sendo suficiente aceitar que os genes afetam os fenótipos e que há diferenças entre as características possíveis. Partindo da suposição que todos os fenômenos têm uma causa material, se pode afirmar que, em alguma medida, todos os fenótipos são afetados pelos genes presentes no

---

14 Este é um tema muito interessante, sugerimos a leitura de LEITE (2007) para os interessados em aprofundar-se no mesmo.

organismo. O que não é equivalente a afirmar a tese determinista forte, que o conjunto de genes determina inexoravelmente os traços fenotípicos apresentado por um organismo. A tese defendida por Dawkins é que na presença de um determinado alelo (forma alternativa do gene) o organismo tende a apresentar o fenótipo em questão em comparação com outro organismo que apresenta outro alelo, quando são mantidas as demais condições. São essas diferenças em tendências que levam os geneticistas a tratar um determinado gene como 'para' o fenótipo X, significando apenas que, demais fatores permanecendo iguais (*ceteris paribus*), a presença deste gene leva a um estado morfológico e fisiológico que tende a produzir o fenótipo (ou comportamento) em questão.

## 2.4. ADAPTAÇÃO

Antes de prosseguir no desenvolvimento de sua visão de seleção natural centrada na competição, Dawkins precisa esclarecer o sentido que o termo 'adaptação' tem em sua teoria. Embora este conceito tenha sido sujeito a várias interpretações em biologia, Dawkins irá ignorar grande parte da polêmica, assumindo que uma versão bastante simples de adaptação é suficiente para sua teoria. De forma resumida, ele irá considerar como adaptações somente as características geradas pelo processo de seleção natural.

A seleção natural é a sobrevivência diferencial de genes, e é nesse sentido que: "Para discutir a *possibilidade* de padrões de comportamento evoluírem por seleção natural temos que postular a variação genética com respeito à tendência ou capacidade de atuar de acordo com esse comportamento" (DAWKINS, 1982, p. 18). Vários são os eventos evolutivos, nem todos produzem adaptação; Dawkins (1982,

p. 19) está interessado especificamente nos que produzem adaptação diretamente por seleção natural. Muitos comportamentos e traços fenotípicos, em especial os adaptativos, são extremamente intrincados, sua formação provavelmente envolveu diversas etapas com seleção de diversos loci (cada locus representa a posição de um gene em um cromossomo) ao longo do tempo evolutivo. O entendimento desse processo é relevante e de grande interesse, porém não invalida a afirmação de que, por mais complexo que seja um estado, a diferença entre o mesmo e um outro estado alternativo pode ser causada ou alterada por algo extremamente simples. Dawkins (1982, p. 23) exemplifica isto com um experimento mental. A leitura é um comportamento complexo, que necessita de uma série de fatores para ocorrer, no entanto a presença de um gene que causa dano cerebral levando à dislexia é suficiente para que esse não ocorra. Nesse caso, pela nomenclatura padrão em genética, o alelo do gene que causa dislexia, o alelo de tipo selvagem [*wild type*], pode ser tratado como um gene 'para leitura'. Nomear um gene dessa forma não significa que sua simples presença determine o comportamento. Outro ponto importante a ser considerado é a diferença entre a geração de um comportamento complexo e sua situação atual. A remoção da casca de ovo vazia do ninho pelas gaivotas de cabeça preta é um comportamento intrincado, provavelmente tendo sido suscitado por seleção natural através de uma série de passos evolutivos. Atualmente está constituído, e se pode facilmente pensar em um gene em cuja presença esse comportamento não ocorra. Novamente, o tipo selvagem deste gene pode ser nomeado como 'para' a remoção da casca vazia, o que não implica em afirmar que o processo seletivo se deu apenas neste locus. Genes estão sempre implícitos em qualquer discurso sobre adaptação darwiniana, o que não significa que todas ou a maioria das características de um organismo sejam adaptativas. A

evolução ocorre através de vários processos e muitos de seus resultados não são adaptações, sendo que, sempre que a evolução se dá por seleção natural, o que obtemos é uma resposta adaptativa.

O que Dawkins (1982, p. 32) está afirmando é que processos evolutivos, tais como a mutação nos genes, a migração de indivíduos entre populações ou a deriva genética (o processo de flutuação randômica na frequência dos alelos de uma população) não levam necessariamente a adaptações. São forças evolutivas que efetivamente podem conduzir à fixação de determinadas características em uma população, mas sem garantia de que estas características sejam adaptações, ao contrário do processo de seleção natural, que sempre conduz a adaptações.

As explicações adaptacionistas têm sido alvo de várias críticas<sup>15</sup>, em especial quando são entendidas a partir da definição de Richard Lewontin, citadas por Dawkins a partir do artigo “Sociobiology as an adaptationist program”, publicado em *Behavioral Science* 24 de 1979: “aquela avaliação que assume sem maiores provas que todos os aspectos da morfologia, fisiologia e comportamento dos organismos são soluções adaptativas ótimas para problemas” (DAWKINS, 1982, p. 30). Para Dawkins, o programa adaptacionista é um valioso simulador de hipóteses, várias delas testáveis. O fundamental é manter sempre presente que nem todas as características são adaptativas, existindo uma série de restrições à perfeição. O conceito de evolução deve ser o centro de qualquer avaliação em biologia, especialmente quando se busca estabelecer se uma característica é adaptativa ou não.

---

15 Não vamos comentar aqui as críticas ao programa adaptacionista. Embora as mesmas sejam relevantes, consideramos que Dawkins consegue defender bem seu ponto de vista adaptacionista, fugindo do que seria um adaptacionismo ingênuo, tal como criticado por GOULD & LEWONTIN (1970). Isto porque, embora geralmente considere as características isoladamente, não considera o organismo sempre como um todo otimizado. Além disso, Dawkins mantém o escopo de seu trabalho em características que são resultado de seleção natural, porém, sem desconsiderar a existência de outras que são geradas por outros processos evolutivos.



Cabe aqui comentar que Dawkins mantém um foco extremamente fechado nos processos que o interessam. Não nega a existência de outros mecanismos evolutivos, mas os considera como não sendo significativos evolutivamente quando não estão em acordo com a sua visão da teoria darwiniana. Nesse sentido é que apresentamos como o autor caracteriza o valor evolutivo de algumas das restrições habitualmente apresentadas à perfeição adaptativa das características de um organismo.

Segundo Dawkins (1982, p. 32), as mutações neutras, que induzem mudanças na estrutura de um polipeptídeo sem efeito na atividade enzimática da proteína, não deveriam ser consideradas mutações do ponto de vista evolutivo, pois não geram diferenças fenotípicas. Esse exemplo é paradigmático do tratamento que Dawkins oferece aos mecanismos evolutivos que não se alinham com sua visão da evolução; ele aceita a existência dos mesmos como fato, mas retira todo o significado dos mesmos para o processo evolutivo. São processos que ocorrem na natureza, mas que não podem ser considerados como forças evolutivas.

Dawkins (1982, pp. 35-53) considera como reais restrições à perfeição das características dos organismos somente as condições que estão em acordo com o que seria a correta concepção de seleção natural. A primeira é a defasagem no tempo [*time lag*]: existe uma diferença entre o período no qual os genes para uma determinada característica foram selecionados e o tempo atual. Isso é claramente percebido quando a ação humana provoca mudanças rápidas no ambiente e muitos animais mantêm comportamentos que passam a ocorrer como respostas anacrônicas. O gene depende do contexto para se expressar, se o contexto muda, o mesmo gene pode ter um efeito diferente. Outro fator que impede que organismos evoluam em direção a uma adaptação ótima são as restrições históricas, pois a

evolução de uma característica não começa do zero, partindo de um organismo já existente que precisa ser funcional durante todo o processo. Cada característica é selecionada pela vantagem que oferece no momento, não existe algo como 'visão de futuro' durante a evolução. A metáfora da paisagem adaptativa de Sewall Wright é excelente, por mostrar que o ótimo é sempre local e que o que seria a adequação total só poderia ser atingida pela combinação de diferentes processos. A deriva genética pode, por exemplo, ao evitar o ótimo local, conduzir a uma otimização superior. Além disto, o ótimo não é único, podendo haver vários equilíbrios estáveis alternativos, mesmo quando o foco da seleção é igual, como no caso dos rinocerontes indianos que apresentam um único chifre enquanto os africanos possuem dois, uma característica com a mesma função, mas com dois resultados diferentes. Vale notar que nem todos os resultados são possíveis, toda característica depende da variação genética disponível, a seleção natural não pode atuar no que não existe. Ao se considerar as probabilidades, taxas de mutação e o tempo necessário para a evolução, se pode estimar que, embora várias possibilidades estejam disponíveis ao longo do tempo, o caminho evolutivo de um determinado organismo é específico, e com isso bloqueia algumas possibilidades, o que dificulta enormemente o acesso ao que seria um ótimo global. A pressão seletiva se dá como uma escolha do melhor disponível no tempo em que ocorre. Além disto há restrições de custo e materiais, qualquer característica de um organismo tem um custo e, embora o cálculo do mesmo seja difícil, não se pode ignorar o fato. Os organismos estão competindo uns com os outros, assim têm que conseguir o melhor possível a partir das restrições existentes.

Esse é um dos pontos fundamentais da argumentação de Dawkins: indivíduos competem entre si. Este será a base para a introdução de dois conceitos que

Dawkins considera centrais para o entendimento de sua teoria: a manipulação e a corrida armamentista.

## **2.5. MANIPULAÇÃO**

Após delimitar sua concepção de uma série de conceitos básicos para qualquer teoria que pretenda tratar da temática de níveis de seleção, Dawkins introduz dois conceitos que fortalecem a importância da existência da competição no processo de seleção natural: a manipulação e a corrida armamentista. A concepção de manipulação que Dawkins apresenta é interessante como uma explicação possível para a evolução do altruísmo, assunto que lhe interessa por ser central na discussão sobre os níveis de seleção.

O comportamento animal apresenta alguns aspectos que permitem questionar o que é considerado por Dawkins como o 'teorema central' do darwinismo, a afirmação que o organismo sempre apresenta a disposição para agir de forma a maximizar sua aptidão. A manipulação, comportamento no qual o padrão de ação de um organismo parece ser consistentemente favorável ao interesse de outros organismos mais do que no seu próprio, é um exemplo disto. Dawkins (1982, p. 55) procura argumentar que o comportamento manipulativo pode manter-se ao longo do tempo, não sendo necessário o desenvolvimento de contra-adaptações por parte dos indivíduos que estão sendo manipulados, o que significa que há condições nas quais se pode esperar que os manipuladores tenham sucesso por um tempo indefinido. A manipulação ocorre quando: "Um indivíduo induz efeitos em outro indivíduo de forma que esse trabalhe contra seus próprios melhores interesses, e em favor dos interesses do manipulador" (DAWKINS, 1982, p. 56), podendo ser

tanto um comportamento direto como um indireto e sutil. A evolução do altruísmo pode ser melhor entendida a partir do conceito de manipulação.

Dawkins (1982, p. 57) cita Mary Jane West-Eberhard, no artigo “The evolution of social behavior by kin selection”, publicado nos *Proceedings of the American Philosophical Society* 123 de 1975, que sugere três modos pelos quais o altruísmo individual pode ter evoluído: a manipulação parental, a seleção de parentesco e o altruísmo recíproco. Dawkins nota que os dois primeiros modos não podem ser entendidos como comportamentos altruístas quando se aplica o conceito de aptidão inclusiva. Como já vimos (seção 2.2), a aptidão inclusiva é o conceito que afirma que a habilidade de o organismo maximizar a passagem de seus genes às próximas gerações pode se apresentar tanto através de reprodução própria quanto através do apoio à de seus parentes. Assim sendo, a manipulação parental e a seleção de parentesco não são atos altruístas, pois o indivíduo que os pratica tem alta probabilidade de compartilhar estes genes com os parentes beneficiados, portanto, está apoiando a passagem de seus próprios genes às próximas gerações. Dawkins está enfraquecendo a possibilidade de existência de atos realmente altruístas, buscando substituir este conceito por outro que é central para sua concepção de seleção natural: a manipulação.

A definição de um ato como realmente altruísta implica que o mesmo precisa ser entendido em termos de custo e benefício, pois um ato altruísta é aquele que beneficia os outros indivíduos a custo do benefício que o altruísta poderia ter se praticasse outro tipo de ação. Este conceito aliado ao de aptidão inclusiva, acima explicitado, permitem que Dawkins questione a existência de atos realmente altruístas e possa propor que o que chamamos de altruísmo é apenas uma simulação. O que estaria ocorrendo é a manipulação de um indivíduo por outro de

forma tal que o manipulado passa a apresentar um comportamento que favorece o manipulador, mas isto não é, por definição, altruísmo, é somente algo que parece, a primeira vista, altruísmo. A proposta de Dawkins é que não haveria altruísmo verdadeiro, somente manipulação que simula altruísmo.

A fim de reforçar a existência da manipulação como algo comum na natureza, Dawkins analisa um aspecto do comportamento animal normalmente entendido como manipulação: a sinalização. Dawkins (1982, pp. 59-61) afirma que originalmente Tinbergen, seu professor, compreendia a sinalização como ocorrendo para o 'benefício mútuo' do sinalizador e do receptor. A evolução de sinais ritualizados teria ocorrido em um processo de evolução mútua com aumento tanto da sensibilidade como do sinal. Posteriormente a concepção padrão passou a ser que o aumento da sensibilidade leva à diminuição do sinal. Animais necessitam manipular objetos do seu ambiente, objetos físicos só são movidos pela força bruta, no entanto outros animais podem ser movidos de forma mais econômica pela comunicação, um predador pode correr atrás de sua presa ou atraí-la para si. A questão que se coloca, e é de difícil solução, é a distinção entre o que é informação e o que é manipulação, a primeira favorecendo ao receptor do sinal e a segunda levando o mesmo a agir contra seus próprios interesses. Dawkins aplica uma definição informal de comunicação: "o meio pelo qual um animal usa o poder muscular de outro animal" (DAWKINS, 1982, p. 61), tomando a comunicação como quase um sinônimo de manipulação, o que representa mais um indicativo da centralidade deste conceito na concepção que o autor tem do processo evolutivo. Os motivos pelos quais um animal manipula o comportamento de outros animais é quase uma obviedade quando se parte do ponto de vista darwiniano que todo indivíduo apresenta a disposição para maximizar sua aptidão. Entender a

manipulação como uma corrida armamentista entre linhagens é uma forma de aproximação interessante, pois, como são as linhagens que evoluem e não os indivíduos, a análise ganha perspectiva na escala de tempo evolutiva. Dawkins irá buscar regras gerais que permitam a uma linhagem obter uma vantagem intrínseca.

Os sinais animais são uma tática de persuasão psicológica, podendo agir de forma tão intensa quanto drogas que atuam diretamente no metabolismo. O sistema nervoso animal é sensível a sinais visuais, olfativos e auditivos, havendo uma série de evidências empíricas dos efeitos de luz e som no comportamento de humanos e de outros animais, o canto do rouxinol afeta o humor humano, o canto do canário macho afeta o padrão reprodutivo das fêmeas de sua espécie. Ao cantar, o canário macho estimula a pituitária da fêmea a produzir hormônios, o que pode beneficiar a fêmea tanto quanto o macho, caso no qual o canto do macho não seria manipulativo mas em benefício mútuo. Explicações alternativas sugerem que a manipulação seria por parte da fêmea, selecionando machos que comprovam sua qualidade superior ao cantarem por mais tempo.

## **2.6. REPLICADORES E VEÍCULOS**

Como já vimos, a adaptação é um assunto central para Dawkins. Aqui ele irá conectar a concepção de adaptação que apresentou anteriormente de forma mais geral com a definição de replicadores. Parte de seu objetivo é delimitar as adaptações de forma a serem resultados da seleção de replicadores genéticos.

Dawkins entende ser necessário o desenvolvimento sério da teleonomia, a ciência da adaptação, em cujo cerne se encontra a questão das unidades de seleção com a conseqüente definição da natureza da entidade beneficiária das

adaptações. Considerações relativas a qual entidade é beneficiária de um determinado fenótipo levam a diferentes proposições, pois as explicações apresentadas para uma determinada adaptação dependem das premissas teóricas. Isto posto, torna-se fundamental aclarar os tipos de entidades que são possíveis unidades de seleção. Dawkins cita Gould, que considera as entidades clássicas - grupos, indivíduos e genes - como pertencentes a uma mesma escala quando se examina o problema das unidades de seleção, seguindo a hierarquia da organização biológica. Dawkins discorda, afirmando que a questão grupo-indivíduo é qualitativamente diferente da indivíduo-gene, sendo a primeira uma disputa relativa a veículos, a qual “[...] pode ser considerada como uma disputa biológica factual sobre as unidades de seleção” (DAWKINS, 1982, p. 82) enquanto a segunda é “[...] um argumento sobre o que *queremos dizer* quando falamos sobre uma unidade de seleção natural” (DAWKINS, 1982, p. 82). São dois modos de caracterizar a seleção natural, ambos corretos, mas revelando pontos de vista diferentes. A evolução por seleção natural representa o processo de seleção que ocorre com os replicadores, no qual alguns apresentam a competência de ser mais bem sucedidos em sobreviver do que seus competidores. Muitas vezes o campo visível deste processo é percebido como seleção de veículos, mas o que este realmente representa é o sucesso comparativo de certos veículos em garantir a sobrevivência de seus replicadores.

Um replicador é qualquer entidade que apresenta a aptidão de produzir cópias de si mesma, possuindo três características chave: longevidade, fecundidade e fidelidade. São entidades que têm a capacidade de gerar uma linha de descendência a partir de si mesma de forma a que a mesma estrutura seja mantida. A existência de erros de cópia em nada atrapalha o processo, sendo parte inerente

do mesmo, e é, inclusive, a cumulatividade dos erros na cadeia produtiva que fornece material para a seleção natural atuar.

Embora essa definição seja geral e se aplique a vários tipos de replicadores, Dawkins (1982, pp. 87-92) irá trabalhar apenas com os replicadores genéticos, definidos de forma frouxa como: “Qualquer fragmento de DNA, iniciando e terminando em pontos arbitrariamente escolhidos no cromossomo, que possam ser considerados como competindo com fragmentos alelomórficos<sup>16</sup> pela região do cromossomo considerada” (DAWKINS, 1982, p. 87). O tamanho da porção de cromossomo a ser considerado é aquele que possa ser analisado como tendo sucesso ou não quando comparado a seus alelos. Essa restrição exclui pedaços muito grandes de DNA, que por sua baixa fidelidade e freqüência, resultado dos processos de recombinação que ocorrem na célula, não podem ser considerados quando o foco de interesse é a seleção natural. O tamanho do replicador não é objeto de uma definição rígida, é algo difuso, sendo dependente inclusive da pressão de seleção a qual o organismo está submetido. O fator relevante é se o gene em questão suscita um determinado traço fenotípico que favorece a geração de cópias suas quando comparado com seus alelos. Quanto maior a pressão seletiva, mais o genoma tende a funcionar como uma unidade, quanto menor a pressão seletiva, mais se pode considerar genes como sendo o foco da seleção. O fato de genes serem tratados aqui como unidades discretas ou separadas em nada elimina a importância da interligação e do inter-relacionamento entre os genes e entre esses e o ambiente, apenas reflete que em determinados casos um alelo representa um diferencial em relação a outros alelos, do mesmo tamanho no mesmo locus, quando se trata de sucesso reprodutivo. A seleção natural só pode atuar

---

16 Fragmentos alelomórficos são diferentes formas em que um gene pode se apresentar, significando o mesmo que alelo.



quando existe algo a escolher, ou seja, nos casos de heterozigose, em que um indivíduo possui alelos diferentes para um mesmo gene, e especificamente quando essa apresenta um diferencial entre os alelos existentes. O gene tem tamanho suficiente para ter um efeito fenotípico determinado, e, embora sua expressão dependa dos outros genes que estão presentes no genoma e do ambiente, essa ocorre de forma independente da localização do gene no cromossomo.

Tudo o que favorece o aumento no número de descendentes pode ser entendido como beneficiando o replicador, o que inclui a sobrevivência do corpo onde este se encontra e também a de outros corpos que possuam cópias desse mesmo replicador, caso no qual se inclui o cuidado parental, e até a preservação do grupo de veículos do qual esses replicadores fazem parte. O interesse de Dawkins (1982, pp. 83-84) não é em todos os tipos de replicadores, apenas nos replicadores ativos de linhagem germinativa, pois esses são a base para a seleção natural e para a evolução. O autor os categoriza em quatro posições, resultado das combinações das possibilidades de ser ativo ou passivo, e de linhagem germinativa ou 'beco sem saída' [*dead-end*]. O replicador ativo é aquele que apresenta alguma influência na determinação de sua probabilidade de ser copiado, por oposição ao passivo que é aquele que não a apresenta. Considerar um replicador como de linhagem germinativa é tratá-lo como o potencial ancestral de uma linha indefinidamente longa de descendentes. Os replicadores 'beco sem saída' são os que, mesmo sendo copiados por um número finito de vezes, não apresentam essa potencialidade. Esta distinção possibilita que o campo de estudo de replicadores seja delimitado, visto que: "O mundo tende automaticamente a ser povoado por replicadores de linhagem germinativa, cujos efeitos fenotípicos ativos são tais que garantem sua bem sucedida replicação" (DAWKINS, 1982, p. 84). E, é esse tipo de efeitos fenotípicos

que deve ser entendido como adaptações para sobrevivência. O importante é perceber que todas as adaptações existem em função de seu resultado na sobrevivência diferencial do replicador ativo de linhagem germinativa. Esta concepção tem alto valor heurístico, esclarecendo facilmente, por exemplo, que abelhas operárias cuidam de outras operárias não porque são parentes com as quais compartilham genes, mas porque todas cuidam juntas de seus parentes que efetivamente se reproduzem. O relevante não é o compartilhamento de genes, mas sim propiciar que cópias sejam feitas e sobrevivam, dando origem a uma linhagem descendente potencialmente infinita.

A visão de Dawkins tem sido criticada por ser excessivamente centrada no gene, ao que o autor responde (1982, pp. 98-99) que a ênfase depende do objetivo da pesquisa, e que, quando a questão em foco é a seleção natural, a posição gene-cêntrica é a melhor. Aceita que os fatores não genéticos são tão importantes quanto os genéticos quando o assunto em pauta é o desenvolvimento, afirmando que há uma confusão entre esses dois campos de estudo da biologia e que essa é a responsável pela compreensão errônea que alguns têm de sua posição como determinista. Seu interesse é em replicadores sobrevivendo no tempo evolutivo e não em embriologia. Assim pode afirmar: “A posição especial dos fatores genéticos em relação aos fatores não-genéticos é merecida por uma única razão: fatores genéticos se replicam, com erros e tudo, enquanto fatores não-genéticos não o fazem” (DAWKINS, 1982, p. 99). Em nenhum momento nega a importância das interações entre os genes e entre esses e o ambiente, apenas ressalta que esse não é um tema relevante para o estudo da seleção natural, somente para a embriologia.

Dawkins (1982, pp. 99-100) pretende examinar outros candidatos a replicadores, organismos, grupos e espécies, sendo que sua argumentação visa

concluir que nenhum desses possui as características de replicadores, todos se constituindo em veículos. Afirma que são diversos os motivos pelos quais os mesmos não são replicadores, mas a fundamental é por não apresentarem as características de longevidade e fidelidade de cópia. Isso é claramente expresso tanto pela fragmentação que sofrem como pelo fato de que características adquiridas não são transmitidas às futuras gerações. São entidades que não possuem estabilidade no tempo evolutivo. Este argumento da fragmentação se aplica somente aos organismos e grupos capazes de intercruzamento, e não aos que são assexuados ou reprodutivamente isolados, sendo, portanto, possível perguntar se esses poderiam ser replicadores. A resposta é sempre negativa, no caso dos organismos o motivo fundamental é que características adquiridas pelo mesmo durante sua existência não são transmitidas, no de grupos porquanto sua possível imortalidade só seria suficiente para satisfazer um dos três critérios que caracterizaram replicadores, o de longevidade, não atendendo os de fecundidade e fidelidade de cópia.

A conclusão de Dawkins é que organismos e grupos não são replicadores, mas sim veículos, definidos por ele como: “[...] qualquer unidade, discreta o suficiente para ser merecedora de ser nomeada, que abriga uma coleção de replicadores, e que funciona como uma unidade para a preservação e propagação desses replicadores” (DAWKINS, 1982, p. 114). O arquétipo de replicador é sempre o DNA, por sua característica de efetuar cópias de si mesmo e por seus efeitos influenciarem as chances de suas cópias sobreviverem. O modelo óbvio de veículo é o organismo, porém este não é o único, existindo veículos também em outros níveis de organização biológica. A seleção natural normalmente favorece replicadores que propiciam que os veículos nos quais se encontram não sejam destruídos e se

reproduzam. Dawkins (1982, p. 115) afirma que as propostas de seleção de grupo existentes tratam os grupos como veículos e não como replicadores, ainda que de forma implícita. Apesar de a questão de seleção de grupo permanecer, não sendo provável que se possa provar nem que a mesma seja impossível ou que efetivamente ocorra, Dawkins (1982, p. 116) se concentra na posição ortodoxa da seleção de indivíduos, pois a postura favorável ao indivíduo como alvo da seleção é a mais vigorosa. Gould critica Dawkins a partir das afirmações que a seleção natural não distingue genes, só indivíduos, e que o corpo não pode ser atomizado, pois a sua construção é complexa envolvendo uma série de influências do ambiente. Novamente Dawkins afirma que essa crítica ocorre por uma confusão entre os campos da embriologia e da genética. Em seus termos: “Genes realmente se misturam, quando o ponto considerado são os fenótipos desenvolvidos. Mas [...] eles não se misturam quando replicam e se recombina através das gerações” (DAWKINS, 1982, p. 117). A seleção favorece os genes que têm sucesso na presença de outros genes, que por sua vez também têm sucesso na presença dos primeiros.

## **2.7. APTIDÃO**

A apresentação da distinção entre replicadores e veículos abre o campo para que Dawkins possa efetuar uma defesa mais consistente do ponto de vista genocêntrico. De forma singular, ele inicia essa defesa pelo ataque, especificamente ao conceito de aptidão individual. Isto permite que ele posteriormente estenda a crítica à concepção que privilegia o indivíduo, pois afirma que o conceito de aptidão é um dos emblemas da biologia que trabalha com o foco no organismo.

Dawkins (1982, p. 179) critica a noção de aptidão alegando que a mesma apresenta uma série de significados distintos que tendem a criar vários equívocos. Ele admite que este pode eventualmente ser um conceito útil, porém alega que os problemas que apresenta são maiores que os benefícios. Dawkins cita o uso do termo 'sobrevivência do mais apto' por Herbert Spencer, Darwin e Wallace, considerando que o erro na interpretação do uso deste termo na época de Darwin é análogo ao que ocorreu com o termo 'gene egoísta', ambos sendo tratados como se expressassem uma personalização da natureza.

Seguindo a exposição de Dawkins, aptidão é um conceito que tem sido empregado em pelo menos cinco acepções diferentes:

- 1) Uso original, significando a capacidade de sobrevivência e reprodução de um organismo de forma geral e qualitativa.
- 2) Para a genética de populações, aptidão é uma medida operacional aplicada a um locus em um determinado genótipo. É a medida da quantidade de descendentes esperada de um indivíduo do genótipo  $xx$  em relação ao total de descendentes esperados da população, supondo as demais condições estáveis.
- 3) A etologia e a ecologia usam o conceito clássico, tomando o organismo como um sistema que parece estar maximizando algo, portanto é uma medida do sucesso reprodutivo individual.

A relação entre os usos (2) e (3) é que a aptidão (2) de um locus pode ser entendida como a média da aptidão (3) dos indivíduos que possuem os mesmos alelos. Já a aptidão (3) é resultado da média das aptidões (2) de todos os locus do genótipo desse indivíduo. A medição da aptidão de tipo (2) é mais simples e eficaz que a de tipo (3). Dawkins (1982, p.183) cita Williams que, no livro *Adaptation and*

*Natural Selection* de 1966, critica a aptidão de tipo (3), apontando que o ponto importante a ser avaliado é o projeto [*design*] para sobrevivência e não a sobrevivência em si mesma, ponto que não estaria contemplado pelo conceito de aptidão. Esses diferentes usos conduzem a vários enganos, por exemplo, tratar a maior capacidade de sobrevivência como equivalente a uma tendência a se deixar mais descendentes, o que não é correto. Continuando com a lista de significados para aptidão, Dawkins apresenta mais duas possibilidades:

4) Aptidão inclusiva, definida como:

A aptidão inclusiva de um organismo não é uma propriedade dele mesmo, mas uma propriedade de suas ações ou efeitos. Aptidão inclusiva é calculada a partir do sucesso reprodutivo do próprio indivíduo mais seus efeitos no sucesso de seus parentes, cada qual considerado em relação ao coeficiente apropriado de parentesco. (DAWKINS, 1982, p. 186).

Portanto aptidão inclusiva não é uma simples soma da aptidão individual com uma proporção da aptidão dos parentes, sendo relativa aos efeitos de uma determinada ação individual em comparação com as outras ações possíveis e com a não ação. Para Dawkins, apesar de ser um conceito bastante difundido, talvez deva ser abandonado.

5) Aptidão particular é o contrário de aptidão inclusiva, pois seu foco é nos efeitos que os parentes têm sobre a aptidão do indivíduo, sendo a soma da aptidão clássica com a extra que o indivíduo obtém a partir da ajuda de seus parentes.

Tanto a aptidão (4) quanto a (5) são baseadas no indivíduo, sendo que seu maior atrativo é apresentarem um ponto de vista bastante intuitivo, por conceberem organismos trabalhando para maximizar algo, o que, segundo Dawkins, seria só aparente, pois indivíduos não estão conscientemente tentando maximizar sua aptidão, só agem como se estivessem. Isso é o mesmo que ocorre com os genes, segundo Dawkins, com a vantagem que:

A diferença é que a grandeza que se pode pensar que os genes estão maximizando (sobrevivência de suas replicas) é muito mais simples e fácil de tratar em modelos do que a grandeza que se pode pensar que os indivíduos estão maximizando (aptidão). (DAWKINS, 1982, p. 189).

Trabalhar com genes tornaria mais fácil evitar a personalização, visto que nenhum biólogo trata uma molécula de DNA como possuindo consciência ou tentando maximizar algo, o que é comum ocorrer quando estamos tratando de indivíduos, confundindo o fato de terem consciência com o de buscarem conscientemente maximizar sua aptidão.

## **2.8. O FENÓTIPO ESTENDIDO**

No percurso efetuado até agora, Dawkins partiu do mesmo ponto que seus antecessores interessados em definir a unidade na qual a seleção natural atua, considerando a seleção natural como o processo causal que permite a explicação de comportamentos aparentemente contraditórios, como o altruísmo. Após mostrar que esta só pode ser considerada como uma conduta contraditória quando o foco de análise é o indivíduo, busca fundamentar uma proposta que permita esclarecer se realmente existe algo na natureza que possa ser considerado como altruísmo. Sua resposta é que o altruísmo é sempre aparente, que o beneficiário das adaptações é o gene, e este é sempre egoísta. A regra é a competição entre replicadores. Isto posto, ele está pronto para dar o passo mais ousado de sua concepção: propor que os fenótipos não precisam estar restritos aos organismos, mas que a ação dos replicadores genéticos pode ser entendida em um campo bem mais amplo. A única restrição à amplitude de ação dos replicadores está dada pela própria concepção de adaptação, o que vamos desenvolver a seguir.

O conceito de fenótipo estendido é construído por Dawkins a partir do

conceito tradicional de fenótipo. Podemos, de maneira geral, entender o fenótipo como uma manifestação detectável do genótipo, sendo que usualmente consideramos que esta ocorre apenas no organismo (corpo e comportamento) no qual este genótipo se encontra. Dawkins propõe que esta concepção baseada no ponto de vista do indivíduo pode ser ampliada, propondo que a manifestação do genótipo de um organismo pode abranger fenômenos que ocorrem fora do corpo no qual este genótipo se encontra, tanto no ambiente como em outros organismos. Em resumo, o conceito de fenótipo estendido busca emancipar a expressão fenotípica dos corpos discretos dos veículos através da expansão desta noção.

Dawkins (1982, pp. 195-196) inicia sua argumentação a favor da noção de fenótipo estendido a partir da análise de exemplos convencionais de efeitos fenotípicos ordinários. O primeiro exemplo que apresenta visa esclarecer como se define a nomenclatura genética. Supõe a existência de um gene *A* que sintetiza uma proteína preta cujo efeito é colorir a pele do animal que o possui. Se *A* possui um alelo *A'* que não sintetiza a proteína e na presença do qual o animal tende a ser branco, então *A* pode ser entendido como um gene 'para ser preto'. Mas outros fatores podem influenciar a síntese do pigmento preto, como a existência de um gene *B* que sintetiza uma enzima que facilita a síntese da proteína preta por *A*. No caso de toda a população possuir *A*, então *B*, em comparação com *B'*, é o gene 'para ser preto'. Se *A* e *B* variam na população, ambos têm que ser referidos como genes 'para ser preto', o que evidencia que a nomenclatura usada é dependente das alternativas que estão presentes na população. Se *A* sintetiza o pigmento preto na presença de luz e *B* leva o organismo a buscar a luz do sol, com *B'* o influenciando a buscar a sombra, *B* continua sendo um gene 'para ser preto'. A maioria dos efeitos fenotípicos ocorre através de um caminho longo e tortuoso, quase todos sendo um



subproduto [*byproduct*] de algo mais fundamental. O embriologista se ocupa com o caminho que leva ao efeito, o geneticista somente com o produto final e com a diferença entre alelos que o produzem.

Isto posto, Dawkins recorre a um exemplo hipotético para tratar de artefatos animais. Propõe o estudo de um tipo de inseto [*caddis-fly*] em que a larva constrói sua casa com pedaçinhos de pedras disponíveis no rio em que vive, havendo duas possibilidades de casas, escuras ou claras, controladas geneticamente na forma mendeliana. Como hipoteticamente se pode definir um gene no cromossomo que controla esse comportamento, Dawkins pode afirmar: “Uma vez que aceitamos que há genes para o comportamento de construção, as regras de terminologia existentes implicam que o artefato mesmo deve ser tratado como parte da expressão fenotípica dos genes do animal” (DAWKINS, 1982, p. 198). O importante, para o autor, é que este exemplo abre a possibilidade que mesmo com a pedra sendo exterior ao corpo do animal, o gene é ‘para’ a cor da casa. Aceitar isso é o primeiro passo para estender o conceito de efeito fenotípico do gene para fora do corpo do indivíduo. De forma similar, a teia da aranha também pode ser entendida como uma extensão funcional e temporária do corpo da aranha para caçar. Cada aranha tem especificidades ao construir a sua teia e pensar que isso possui uma base genética não é em nada surpreendente, pois a própria explicação de que o formato das teias de aranha evoluiu por seleção natural já o pressupõe.

Dawkins (1982, pp. 199-206) entende que o comportamento pode ser herdado assim como a morfologia, e seu método é tratar o assunto de forma a que a aceitação de cada passo proposto leve ao próximo conceitualmente, sem maiores dificuldades. Tanto o pavão com sua cauda como o pássaro construtor [*bower bird*], com seu elaborado ninho, estão expressando o mesmo efeito fenotípico: atrair a

fêmea. Pouco importa se o efeito é convencional ou estendido, não havendo inclusive a necessidade de que esteja próximo ao corpo do animal. Um castor que constrói uma barreira, gerando uma represa, estende sua área de abastecimento, portanto a represa pode ser vista como um enorme fenótipo estendido. Para aceitar esse argumento basta aquiescer que as represas dos castores evoluíram por seleção natural, o que só poderia ocorrer se houvesse alguma variação por controle gênico. O caso dos castores apresenta uma questão interessante, visto que o efeito das represas em geral é produzido por mais de um indivíduo, inicialmente pelo casal e depois também por descendentes e parentes próximos que cuidam de todo o complexo de represas interligadas. Similar a esse, é o caso dos cupins que constroem montes dos quais várias gerações participam. O problema que parece surgir é relativo a qual castor teria a represa como fenótipo estendido, ou qual cupim teria o monte como fenótipo estendido. Para Dawkins, esse problema não está presente apenas nos fenótipos estendidos, mas também nos convencionais. A altura de um ser humano é afetada por muitos genes em diversos locus, além de o ser por sua dieta e por outros fatores ambientais. O fato de, nos casos acima, de castores e cupins, o efeito estar distribuído entre as células de muitos organismos seria uma diferença casual, sem muita importância. Os genes que afetam a altura humana estão distribuídos nas células do corpo do indivíduo, cada qual tendo um pequeno efeito no total da mesma. A maior diferença é que os castores e os cupins têm genomas diferentes enquanto as células do corpo possuem o mesmo genoma. Essa diferença não importa quando se entende que são genes se expressando em relação a seus alelos e mutuamente interagindo e exercendo efeito. O princípio é o mesmo em todos os casos apresentados. O estudo genético de um monte construído por cupins mostraria que esse efeito é equivalente ao gerado por um

genótipo tetraplóide, uma vez que os cupins são todos, tratando de forma simplificada, filhos de um único casal original. Um experimento mental poderia abordar a cor do monte como geneticamente determinada por um único locus, sendo a escolha de areia escura dominante sobre a de clara. O monte seria então uma mistura de claro e escuro dependendo da genética dos trabalhadores, sendo possível a avaliação dos fenótipos estendidos esperados a partir de diversas combinações do genótipo do par original. A questão da morfologia do monte é mais complexa, parecendo ser similar à do desenvolvimento embriológico de um corpo. Cada cupim, assim como cada célula do corpo no desenvolvimento embrionário, 'obedece a regras' sem ter o esquema total. O cupim age em relação a um estímulo local que emana do trabalho já feito na vizinhança de onde se encontra, atuando a partir de regras de comportamento internas de efeito local. O desenho do monte surge da soma de ações de cada cupim, sendo plausível que a morfologia dos montes de cupins tenha evoluído por seleção natural. A questão é entender como surge um monte de forma definida em um complexo geneticamente heterogêneo de trabalhadores. Provavelmente as regras internas levam a que as decisões majoritárias sejam determinantes e que a minoria aceite as mesmas. É semelhante à escolha 'democrática' do local do novo ninho em um enxame de abelhas, citada por Dawkins (1982, p. 205), conforme estudada por M. Lindauer, em seu livro *Communication among Social Bees*, de 1961. Abelhas batedoras buscam um local para o novo ninho, e ao retornar ao ninho original, dançam indicando o local e suas características; com isso conseguem levar outras batedoras consigo, formando pequenos grupos. No final um dos grupos ganha, com todo o enxame indo para o mesmo local. Esse caso mostra que o relevante não é se o grupo é geneticamente heterogêneo, mas que regras locais de comportamento, a partir de um efeito

combinado, podem resultar em um comportamento coordenado.

Dawkins (1982, pp. 206-207) admite que a argumentação até aqui apresentada poderia parecer ser suscetível de questionamento por *reductio ad absurdum*, com toda a natureza podendo ser considerada como o fenótipo estendido de um dado animal. Mas este não é o caso, pois a seleção natural funciona como referência. Assim sendo, os efeitos genéticos que são acidentais e não afetam a sobrevivência dos organismos nos quais esses genes se encontram não são relevantes nesse sentido, e não devem ser considerados parte do fenótipo estendido do organismo. Embora todos os efeitos possam ser formalmente tratados como fenótipos estendidos, os únicos que interessam e que devem ser considerados como tal são os que afetam a sobrevivência dos genes.

Vale ressaltar o caminho que Dawkins está empreendendo a fim de esclarecer o conceito de fenótipo estendido. Ele parte da expressão fenotípica convencional, que ocorre no corpo do indivíduo, tratando depois de artefatos construídos por um indivíduo, em seguida por vários, até chegar às características de fenótipo estendido que surgem nas interações entre diferentes espécies. Cada passo amplia o conceito de fenótipo, de forma que se possa, posteriormente, desenvolver as idéias de que os fenótipos estendidos não precisam ser artefatos inanimados e que as influências genéticas entre diferentes indivíduos podem tanto ser cooperativas quanto competitivas.

A análise das relações hospedeiro-parasita (DAWKINS, 1982, pp. 210-213) apresenta elementos interessantes para o alargamento de conceito proposto por Dawkins. Um caso é o da concha do caracol, que tem sua espessura controlada geneticamente. Há relatos de que a presença de parasitas [*trematode*] pode levar a concha a ser mais grossa do que seria esperado se o único fator considerado fosse

o genético. Para o caracol a presença de parasitas é 'ambiental', portanto essa alteração de espessura pode ser considerada como ocorrendo em função do fator ambiente. Outra possibilidade de explicação desse aumento é que o mesmo seja uma resposta patológica à infecção do caracol pelo verme. Se tomarmos o parasita como foco de pesquisa, podemos entender a alteração como parte de sua expressão genética, uma adaptação do verme, e é essa possibilidade que Dawkins explora. Se a variação da espessura da concha é afetada pelos genes do caracol, então deve haver uma espessura ótima, nem muito fina, o que diminuiria a proteção, nem muito grossa, o que aumentaria os custos energéticos. Porém, se além de ser importante para o caracol, a espessura da concha também afetar o sucesso do verme, esse pode apresentar uma adaptação capaz de afetar a fisiologia do caracol, influenciando a espessura da concha. Dificilmente o ótimo, em termos de espessura da concha, para os genes do caracol será idêntico ao ótimo para os genes do verme. Para o verme é mais importante que o caracol sobreviva do que que se reproduza, portanto o esperado é que o verme influencie no sentido de conchas mais grossas, sendo esse efetivamente o efeito observado em caracóis infectados, que tendem a ter conchas mais grossas do que seria esperado somente pela influência de seus próprios genes. O fato de o verme ter interesse em uma nova geração de caracóis não torna um gene favorável à reprodução dos caracóis em uma 'estratégia evolutivamente estável', pois qualquer gene que favoreça a sobrevivência sempre suplantará um gene que favoreça a reprodução. Um caracol que se reproduza, mas morra rapidamente é menos interessante para o verme, que morre com o caracol, do que um caracol que não se reproduza, mas sobreviva tempo suficiente para o verme se reproduzir. Portanto, embora não existam estudos neste sentido, é plausível que a maior grossura da concha do caracol seja uma

adaptação do verme. Nesta hipótese, o fenótipo da concha é compartilhado, sendo influenciado pelos genes do caracol e pelos genes do verme, cada qual exercendo poder em uma direção, e obtendo um resultado que é algo intermediário entre o ótimo de cada um. Outra consequência que seria interessante avaliar seria a predição de que caracóis não infestados em áreas não infestadas apresentam genes para a espessura de concha ótima, mas os que são de áreas infestadas geneticamente exibiriam a tendência a conchas mais finas, com um gene pool adaptado à presença dos vermes.

Uma das idéias centrais que Dawkins (1982, p. 213) defende é que do ponto de vista do gene a idéia de parasitismo é irrelevante, o gene simplesmente manipula o mundo externo para sobreviver. Outros vermes, do gênero *Leucochloridium*, invadem os tentáculos do caracol, apresentando dois efeitos: ficam pulsando nos tentáculos e afetam o comportamento do caracol, o levando a buscar mais luz. Com isso os caracóis tendem a permanecer em espaços abertos, chamando a atenção de aves, o próximo hospedeiro deste parasita. Isto tem sido aceito como uma adaptação do parasita; portanto, pela definição que acima explicitamos, os genes do parasita são 'para' o comportamento do caracol. A parasitologia apresenta uma série de outros exemplos interessantes sobre a manipulação do hospedeiro por parte do parasita, mas, em geral, as explicações estão apenas focadas nos mecanismos fisiológicos pelos quais isto ocorre. Dawkins está interessado em avaliar porque os parasitas foram selecionados para afetar os hospedeiros de uma determinada forma. Se não for uma adaptação do parasita, o comportamento do hospedeiro tem que ser entendido como um subproduto da contaminação. Por exemplo, o cirrípede *Sacculina* torna o caranguejo estéril por consumir suas gônadas, não por sintetizar algum tipo de hormônio com esse resultado, portanto, neste caso, a esterilidade do

hospedeiro é apenas um subproduto do fato do parasita comer os tecidos do hospedeiro. Entretanto, não se pode deixar de considerar que a seleção natural pode ter favorecido cirrípedes que invadem primeiramente órgãos não vitais do hospedeiro. Além disso, a castração tem diversos outros efeitos no caranguejo, tornando possível a suposição que esse processo seja uma adaptação do parasita ajustada por seleção natural.

Para qualquer análise de comportamento, é fundamental ter presente que nem sempre o comportamento do indivíduo maximiza o seu sucesso genético, pois esse pode estar trabalhando em favor do de outro. Os genes que influenciam esse tipo de fenótipo podem, e provavelmente estão, mais em conflito do que em acordo entre si. No caso da concha do caracol engrossada pelo verme, o fenótipo pode ser entendido como sendo derivado tanto de um componente ambiental como de um genético, a análise dependendo de se o foco é o caracol ou o verme. Um geneticista que considera o conceito de fenótipo estendido buscaria entender a interação entre os genes de ambos os organismos, o que é bastante complexo, mas não muito mais do que explicar interação entre os genes do mesmo indivíduo. Obviamente, o pressuposto de que os genes têm sempre o mesmo interesse<sup>17</sup> não pode ser usado quando se raciocina em termos de fenótipo estendido, pois mesmo o fato de cada gene do caracol estar interessado no sucesso reprodutivo do caracol não significa uma atuação do genótipo em conjunto. O que ocorre no genoma, nos termos de Dawkins é: “[...] cada gene está lutando apenas com seus alelos do mesmo locus, e se ‘une’ com genes de outros loci apenas na medida em que o fazer o auxilia em sua luta egoísta contra seus próprios alelos” (DAWKINS, 1982, p. 221). Neste sentido o gene do verme pode se unir tanto a outros genes do verme quanto a

---

17 Como exemplo, mantivemos aqui a terminologia que Dawkins utiliza em seu texto, usando a linguagem de maneira teleologia.

genes do caracol. O que os separa é o caminho que cada qual tem até a próxima geração, ou seja, os gametas de sua própria espécie, e isso é o que une os genes do caracol entre si, com o mesmo ocorrendo com os genes do verme. Quando os meios do parasita passar para a próxima geração são os mesmos do hospedeiro, o conflito é baixo ou nulo, como é o caso dos simbiontes. O ponto fundamental é sempre o caminho reprodutivo, quais os meios pelos quais os genes passam para a próxima geração.

A partir disto, Dawkins (1982, pp. 224-227) propõe uma classificação das relações parasitárias e simbióticas a partir do poder exercido pelo gene. A primeira dimensão seria relativa ao grau de similaridade ou diferença nos métodos de propagação dos genes do hospedeiro e do parasita. A segunda considera o período em que o gene do parasita age durante o desenvolvimento do hospedeiro. E a terceira dimensão é relativa à posição que ocupa no contínuo entre uma relação próxima e uma ação à distância. O gene expressa seus fenótipos a partir de sua influência na bioquímica do citoplasma, o que não implica na necessidade do gene estar próximo deste mesmo citoplasma. Isto se percebe a partir da ação dos parasitas, que não precisam necessariamente estar no corpo ou próximos ao hospedeiro para atuar. Um exemplo elegante de ação à distância, que Dawkins entende como confirmando a afirmação: “[...] o poder de um gene pode se estender além dos limites do corpo em cujas células se encontra” (DAWKINS, 1982, p. 229), é o do efeito maternal na concha do caracol. O enrolar para a direita ou para a esquerda é controlado geneticamente, porém não pelo genótipo do próprio indivíduo, mas sim pelo genótipo materno. Experimentos com *Partula suturalis* e *Limnaea peregra* confirmam este efeito, cuja explicação envolve o fato de a definição desse fenótipo ocorrer nos primórdios do desenvolvimento embrionário.



A ação dos genes é complexa, não sendo necessária a existência de experimentos genéticos para se postular a influência genética na variação de uma determinada característica: para isso é suficiente a confirmação de que a mesma é uma adaptação darwiniana, pois não haveria outra forma de a seleção natural preservar a mesma. Para Dawkins, a linguagem da genética estendida é mais elegante e parcimoniosa. Em todos os casos a cadeia causal é longa e complexa e a escolha das ligações a serem estudadas é arbitrária. Contudo o geneticista convencional faz uma escolha a mais, cortar as ligações a partir do momento que saem do corpo do indivíduo.

O conceito de manipulação só pode ser completamente entendido a partir da concepção de ação genética à distância. Dawkins defende que o teorema central do organismo egoísta (cap. 2.5) pode ser reescrito, passando a afirmar que os genes para um determinado comportamento apresentam a disposição a agir de forma a maximizar sua própria sobrevivência, sendo que esses genes podem estar em qualquer organismo, não necessariamente no que manifesta o comportamento. A formulação do teorema central do fenótipo estendido seria: "O comportamento de um animal tende a maximizar a sobrevivência dos genes 'para' esse comportamento, estando ou não esses genes no corpo do animal particular que o apresenta" (DAWKINS, 1982, p. 233). Determinados alelos tiveram a habilidade de conquistar seus loci nos cromossomos de linhagem germinativa através dos efeitos fenotípicos que influenciaram, não estando restritos ao corpo individual no qual o gene está. Nesse caso não haveria uma diminuição da influência com a distância.

Dawkins (1982, pp. 233-234) questiona qual o limite para o fenótipo estendido. A maior ação à distância que imagina é a expressa pela represa do castor. O ponto de corte está ligado ao fenótipo ser uma adaptação, ou seja,

favorecer a sobrevivência do gene que o afeta, pois expressões fenotípicas que não afetam o sucesso reprodutivo do gene não têm interesse para o fenótipo estendido. Como um efeito excessivamente à distância não só beneficiaria o indivíduo que o produziu, mas também a todos de sua espécie, não poderia ser uma adaptação, visto que a seleção natural é sempre relativa às diferenças, ao sucesso que um indivíduo tem em relação aos outros, nunca sendo algo absoluto.

Para Dawkins (1982, pp. 239-242), sua versão de selecionismo gênico é totalmente compatível com a visão de seleção natural defendida por adeptos do ponto de vista do indivíduo, como Mayr. Os genes são efetivamente selecionados por sua capacidade de cooperar com os outros genes que se encontram no gene pool. Mayr defende a unidade do genótipo, o entendendo como um 'time fisiológico'. Dawkins concorda, com a ressalva de que o genótipo é um time em um sentido especial e sutil, cuja união se dá por interesses complementares, o que leva a que esse tipo de unidade nem sempre seja harmoniosa. Discute dois modelos de processos seletivos que poderiam, em teoria, levar à cooperação harmoniosa e à complementaridade. O primeiro é a seleção de unidades de alto nível, metapopulações, conjuntos de subpopulações interconectadas que funcionam como uma unidade demográfica, e que seriam favorecidas quando unidas de forma harmoniosa por serem compostas de grupos com indivíduos possuidores de habilidades complementares. O segundo modelo está ligado à seleção dependente de frequência, com a seleção ocorrendo no nível mais baixo, em componentes que interagem harmoniosamente com os componentes mais frequentes na população, e que por isso são selecionados favoravelmente. Ambos os modelos levam ao resultado harmonioso proposto por Mayr, e podem valer tanto para comunidades quanto para genes. Podemos imaginar uma mariposa que possui listras que imitam

a cortiça de certo tipo de árvore, com algumas mariposas podendo apresentar listras horizontais e outras listras verticais. Se a posição em que as mariposas pousam na árvore é controlada geneticamente, seria de se esperar a cooperação entre os dois locus. A explicação é simples em qualquer um dos modelos acima propostos. No primeiro caso, se entenderia que combinações desarmoniosas morrem e sobram as harmoniosas. No segundo caso, de seleção no nível do gene, teríamos que, se o gene pool é dominado por genes para listras transversais, isso significaria uma pressão no locus de comportamento a favor de genes para pousar na horizontal, com uma pressão reforçando a outra, e assim atingindo o resultado da população convergir para uma combinação estável.

Genes são selecionados em relação a seus alelos em um determinado ambiente, e esse é constituído também dos outros genes do gene pool. Para Dawkins: “[...] do ponto de vista de cada entidade replicadora, suas relações de harmonia, cooperação e complementaridade *no interior* do genomas não são, em princípio, diferentes das relações entre genes em diferentes genomas” (DAWKINS, 1982, p. 242). Um par de genes do mesmo pool genético interage, seja compartilhando o mesmo corpo ou estando em corpos diferentes. O que ocorre entre genes de pools genéticos diferentes é similar a esse segundo tipo de interação.

Dawkins estendeu o conceito de expressão fenotípica dos genes passo a passo: primeiro afirma que dentro do corpo há diversos graus de distância no controle do fenótipo. Isso posto, sair do corpo individual é um passo pequeno, e de passo em passo segue até chegar ao mundo como uma rede de entrecruzamento de poder de replicadores. Em cada etapa afirma a importância do conflito e do compromisso, idéias usuais em biologia. Dawkins quer agregar seu teorema do

fenótipo estendido ao de Hamilton, que afirma que se espera que os animais se comportem como se estivessem maximizando a sobrevivência dos genes 'para' um determinado comportamento. Em momento nenhum, sua teoria postula a existência de comportamentos mal-adaptativos, afirmando apenas que há um sentido no qual um comportamento pode ser deletério para o indivíduo que o perpetra, mas sempre são adaptativos para o replicador que é responsável por esse comportamento.

## 2.9. O RESGATE DO INDIVÍDUO

Até agora Dawkins empreendeu um trajeto de desmonte da primazia do indivíduo, o que não significa descartar a importância do mesmo nos estudos evolutivos. Assim, depois do percurso de sustentação do ponto de vista centrado no gene, Dawkins entende que é possível rever o papel do organismo, a partir da seguinte questão:

“Dado que a vida não *precisava* vir embalada em organismos discretos, e consentindo que organismos não são sempre totalmente discretos, por que, apesar disso, os replicadores ativos de linhagem germinativa optaram tão notadamente pelo modo do organismo de fazer as coisas?” (DAWKINS, 1982, p. 249).

Dawkins (1982, p. 251) aceita a importância do organismo na hierarquia da vida, o que é, para ele, algo óbvio. O organismo possui uma organização interna complexa e uma individualidade que Dawkins define em termos de indivisibilidade. Em suas palavras: “[...] a qualidade de ser heterogêneo o suficiente em sua forma para se tornar não-funcional se cortado ao meio” (DAWKINS, 1982, p. 250). Geneticamente o organismo é uma unidade definida, com todas suas células possuindo os mesmos genes; apresenta unicidade imunológica, aceitando outras partes do mesmo corpo enquanto rejeita o externo; em termos etológicos, é uma unidade de comportamento que toma decisões como um todo, com uma

coordenação de ações espantosa. Seu ponto de vista gene-cêntrico não nega a relevância do organismo individual, sendo uma proposta que pode, inclusive, levar a um melhor entendimento do organismo como unidade de vida.

Como vimos na citação acima, há uma questão em especial que lhe interessa quando o assunto é o organismo: a razão pela qual os replicadores estão agrupados na forma de organismos individuais. Um tipo de resposta surge a partir da lógica de sistemas complexos. Dawkins cita o artigo "The architecture of complexity" de H. A. Simon, publicado em 1962 nos *Proceedings of the American Philosophical Society*, como uma boa sugestão no sentido de uma razão funcional dos motivos pelos quais organizações complexas tendem a se organizar em conjuntos hierarquizados de subunidades repetidas. Em termos etológicos, a evolução de conjuntos estatisticamente improváveis é mais rápida quando ocorre a partir deste tipo de arquitetura hierárquica. Outra abordagem interessante parte da concepção de mundos possíveis, o entendimento de como o mundo é ganharia perspectiva quando se inventam mundos em que a vida seria organizada de forma diferente e se avaliam as implicações dos mesmos. Percebe-se que um mundo de replicadores flutuando livres não seria evolutivamente estável, pois qualquer invasão de mutantes que se agrupassem de forma a que sua união facilitasse a replicação, por exemplo, por complementação de efeitos químicos, seria de sucesso. A bioquímica terrestre apresenta indícios a favor desta argumentação. Esse contexto permite que se atinja até o nível celular, sendo necessária a concepção de outras condições que possibilitem a explicação do agrupamento das mesmas em organismos multicelulares.

Dawkins não definiu rigorosamente o organismo, algo realmente difícil. Cada área da biologia apresenta sua própria definição, cada uma destas com diferentes

problemas associados. Uma forma de expressar o que é um organismo poderia ser: a linhagem germinativa de um organismo típico segue uma seqüência de aproximadamente umas poucas dúzias de divisões mitóticas entre cada meiose, ou reprodução. O intervalo ótimo entre a reprodução depende do ciclo de vida do organismo, sendo a reprodução o produto final a ser alcançado, com as divisões mitóticas representado apenas crescimento. Esta concepção implica na distinção das células em dois tipos: as de linhagem germinativa e as somáticas. Dawkins ressalta que a diferença não é por que tipo de divisão celular uma célula surge, se por meiose ou mitose, mas se os genes da célula que está sendo duplicada têm a possibilidade de serem os ancestrais de uma linha indefinidamente longa de descendentes ou não. O relevante a se notar na relação entre esses tipos de célula é que: “O mundo é povoado por genes que sobreviveram em linhagens germinativas como consequência da ajuda que receberam de suas duplicatas exatas nas células somáticas” (DAWKINS, 1982, p. 256).

As considerações acima permitem que se possa dar início a uma resposta à questão de porque os replicadores estão agrupados na forma de organismos individuais. E Dawkins a faz nos seguintes termos:

Um organismo é uma unidade física associada a um ciclo de vida singular. Replicadores que se agrupam em organismos multicelulares alcançam uma história de vida regular e cíclica, e adaptações complexas apóiam sua preservação durante seu progresso pelo tempo evolutivo. (DAWKINS, 1982, p. 259)

É importante notar que o fato de a reprodução em ciclos de vida recorrentes tornar possível a evolução de órgãos complexos não é uma explicação adaptativa suficiente para a existência dos ciclos de vida orgânicos. No mesmo sentido em que para que esses ciclos ocorram é necessário que os organismos morram, o que não implica em consideramos a morte como uma adaptação para manter a evolução. Dawkins não tem uma resposta a sua questão do porque as coisas são como são,

mas afirma que o interessante é manter a pergunta, e tratar a existência dos organismos como um fato que precisa de explicação.

## **2.10. CONCLUSÃO – CRÍTICAS À TEORIA DO ‘GENE EGOÍSTA’**

A teoria de Dawkins tem sido reconhecida por seu valor heurístico e, em especial, pela introdução dos conceitos de replicador e veículo. Vale ressaltar que embora a concepção de veículo tenha sido abandonada em favor do conceito de interagente proposto por Hull, ela foi a origem deste último. Várias críticas têm sido efetuadas à teoria de Dawkins, iremos aqui apresentar duas das mais difundidas. A primeira afirma que a visão gene-cêntrica confunde o fato de o gene ser a unidade de hereditariedade com a possibilidade de ser a unidade de seleção. A segunda crítica seria relativa à falha da teoria em definir as forças causais que atuam no processo de seleção, supondo que o puro tratamento matemático é suficiente para definir as mesmas<sup>18</sup>. Estas críticas não esgotam uma análise dos pontos fortes e fracos da teoria de Dawkins, sendo apenas um indicativo do caminho mais comum que tem sido efetuado.

A primeira destas críticas está claramente indicada por Sober e Wilson (1994), que salientam a importância de separar a questão da hereditariedade dos processos causais que agem como um diferencial no sucesso reprodutivo. Os genes certamente são os agentes da hereditariedade, o que não os torna sempre a unidade de seleção conforme a proposta de Dawkins. O fato de os genes que codificam uma característica sempre evoluírem com a mesma é uma obviedade, não sendo suficiente para garantir uma relação necessária entre o conceito de replicador

---

18      Desenvolveremos também este segundo ponto a partir de outro ângulo (debate realismo *versus* pluralismo) no próximo capítulo.

e a noção de hereditariedade. Sober e Wilson sugerem que esta relação deveria ser reavaliada e propõe que isto seja efetuado a partir da análise da noção de hereditariedade. Esta é medida pela passagem por herança, o que associado ao fato de a semelhança no fenótipo ser devida aos genes e ao ambiente, os permite afirmar que um traço fenotípico tem uma herdabilidade diferente de zero quando a semelhança nessa característica entre os pais e sua prole é atribuída, ao menos em parte, aos genes compartilhados. Deste modo, a passagem por herança não seria uma propriedade dos genes, mas das características fenotípicas dos organismos. Eles propõem que a mesma análise seja efetuada para grupos de organismos, afirmando que esses apresentam hereditariedade da mesma forma que organismos individuais. Hereditariedade é um dos conceitos fundamentais para que se possa estabelecer a seleção natural como causa da evolução, e isto de forma independente do tipo de entidade que é considerado como replicador. Gene, por definição, é o que dá hereditariedade aos objetos de níveis mais altos; portanto, ser replicador não é o mesmo que ser herdável. Assim, questionam o motivo de se considerar o gene como o único nível de seleção possível, pois, para eles, tanto os organismos quanto os grupos possuem características hereditárias.

Para compreender a segunda das críticas constantemente formuladas à teoria do gene egoísta precisamos, segundo Sober (1984), desvincular os conceitos de aptidão e de sucesso reprodutivo. Em suas palavras: “Aptidão e seleção são ambos conceitos causais; eles descrevem as causas das mudanças e não o fato de que haja uma produtividade diferencial” (SOBER, 1984, p.204). Embora matematicamente estes dois conceitos sejam intercambiáveis ( $s = 1 - w$ , onde  $s$  é o coeficiente de seleção e  $w$  é o coeficiente de aptidão), é necessário considerar que seleção é um conceito mais amplo do que aptidão. Teríamos algo similar a uma



cadeia causal: seleção, aptidão, sucesso reprodutivo. Em seus termos:

“Dizer que seleção de grupo ocorre é dizer mais do que que grupos simplesmente diferem em aptidão, é dizer *porque* estas diferenças em aptidão são obtidas. Seleção é a causa das diferenças de aptidão, assim como as diferenças de aptidão podem ser a causa de diferenças do sucesso reprodutivo” (SOBER, 1984, p. 204).

A questão a se determinar é relativa à causalidade, e não à simples verificação de diferenças. Seleção é uma força, que é a causa das diferenças de aptidão, que, por sua vez, é uma disposição. Podemos afirmar que a ação de uma força determina alguma das disposições do objeto, porém estas não são determinadas unicamente por aquela. Esta distinção permite a Sober criticar a posição de Dawkins e demais pesquisadores que buscam reduzir toda a explicação de seleção para os níveis mais baixos, gênico ou orgânico. A crítica não é epistemológica, mas ontológica<sup>19</sup>, e aponta que “A falha fundamental deste tipo de argumento é que ele confunde a tarefa de formular um aparato matemático preditivo bem sucedido com a tarefa de descrever de forma acurada a estrutura causal do processo de seleção” (SOBER, 1984, p. 205). Isto é, o tratamento matemático das disposições, ainda que preditivo e bem sucedido, não é suficiente para se explicar quais as forças que estão agindo em um sistema. Ele aproveita o argumento para reforçar que o fato de que as unidades de replicação efetivamente são os genes, mas que a possibilidade de que os fenômenos de níveis mais altos possam ser matematicamente previstos e tratados a partir do nível gênico não significa que os genes sejam as unidades de seleção.

Outros teóricos têm desenvolvido argumentações contrárias à própria base da teoria do gene egoísta, questionando a hegemonia da informação genética para o

---

19 Existe uma vasta literatura a esse respeito, porém não cabe no escopo desta dissertação discutir a mesma. Embora a maioria dos pesquisadores seja favorável à posição aqui expressa por Sober, vale indicar que outras posições também são defendidas. Wimsatt (1984, p. 146) sustenta que a disputa entre reducionistas e holistas pode ser considerada como uma diferença puramente metodológica.

desenvolvimento do organismo. O gene não seria uma 'planta' [*blueprint*] do organismo, apenas um dos muitos fatores que influenciam a forma como um organismo cresce. Brandon (1992) argumenta que, mesmo aceitando que a seleção natural trate de diferenças e que estas possam, em alguma medida, ser entendidas como diferenças genéticas, a necessidade de outras informações sobre as interações entre o organismo e o ambiente são extremamente relevantes, tornando qualquer tipo de simplificação, que desconsidere as complexidades do desenvolvimento, muito distante do que ocorre no mundo. E estas simplificações são necessárias quando se quer montar um modelo puramente gênico. Sua conclusão é que:

"[...] dado um conjunto de genótipos em competição, um pode ser um vencedor evolutivo em um ambiente seletivo, enquanto o outro vence em um ambiente seletivo diferente. E, portanto, mesmo se ignorarmos as complexidades das relações entre genótipo e fenótipo, nenhuma explicação puramente gênica de seleção é possível; o ambiente seletivo deve ser considerado" (BRANDON, 1992, p. 278).

Embora tantas críticas sejam apresentadas à teoria do gene egoísta, vemos que a maioria dos autores reconhece o valor heurístico da mesma, considerando que é uma argumentação que tem enriquecido o debate sobre os níveis de seleção. O principal ponto de crítica que permanece, mesmo para autores que consideram a seleção gênica consistente, está claro na afirmação de Hull: "Selecionistas gênicos parecem pensar que todos os níveis mais altos de organização podem ser ignorados sem perda" (HULL, 1980, p. 323).

## **CAPÍTULO 3 – INVESTIGAÇÕES FILOSÓFICAS SOBRE O DEBATE EM TORNO DOS NÍVEIS DE SELEÇÃO**

Neste capítulo, desenvolveremos algumas das principais análises filosóficas que têm sido efetuadas em torno do debate relativo aos 'níveis de seleção'. Nosso intuito é indicar alguns dos possíveis caminhos de análise filosófica em biologia. Buscamos autores que apresentam diferentes abordagens, sendo que todos analisam tanto o foco gene-cêntrico como a seleção em outros níveis da organização biológica. Vamos nos manter somente nos tópicos que tratam da questão gene-cêntrica.

Iniciamos com o estudo de Elisabeth Lloyd (2001). Sua proposta é que o entendimento do debate sobre níveis de seleção pressupõe a compreensão das questões que estão subjacentes ao mesmo, sendo necessária a produção de uma taxonomia do debate. Em seguida, procuramos discutir a aplicação do tema realismo *versus* pluralismo no debate sobre níveis de seleção, discutindo em especial como este tema se relaciona com a conceituação de causalidade em biologia e algumas das principais críticas efetuadas a Dawkins sobre este tópico. Durante todo este capítulo o tema de seleção multinível estará presente sendo o fio condutor de nossa conclusão.

### **3.1. A TAXONOMIA PROPOSTA POR ELISABETH A. LLOYD.**

Lloyd (2001) apresenta uma análise do debate relativo às unidades de seleção. Ela considera que existem quatro questões distintas, que se apresentam tanto isoladamente como em conjunto nas propostas de seleção gênica, individual ou de grupo. Isto seria, ao menos em parte, a causa de várias das dificuldades

encontradas quando se busca o diálogo entre as diferentes correntes deste debate.<sup>20</sup>

Na busca de uma taxonomia do debate, Lloyd entende que é possível articular as questões subjacentes a cada proposta de nível de seleção em torno da distinção entre replicadores e interagentes, assim como em torno de suas relações com as adaptações. Consideramos esta posição muito interessante, pois Lloyd aplica conceitos centrais para o debate como o ponto a partir do qual se pode esclarecer o mesmo. A importância desses conceitos nos faz considerar relevante retomarmos a definição dos mesmos: ‘replicador’ é aplicado a qualquer entidade que transmite sua estrutura diretamente por replicação, enquanto ‘interagentes’ são as entidades que interagem com o ambiente, como um todo coeso, de tal forma que influenciam sua própria capacidade de sobrevivência e reprodução. É nos interagentes que a seleção natural atua diretamente.

A primeira questão demarcada por Lloyd é a ‘questão do interagente’, que equivale à pergunta: “Que unidades estão sendo ativamente selecionadas em um processo de seleção natural?” (LLOYD, 2001, p. 269). Historicamente, é a questão clássica do debate, presente, desde Darwin. Seu foco é a descrição do processo seletivo e de como a evolução se produz através do mesmo. As características fenotípicas não são consideradas como o resultado do processo, mas como os meios através dos quais os interagentes se relacionam com o ambiente. Portanto, o ponto focal quando se avalia uma característica é a forma como esta influencia as possibilidades de sobrevivência e sucesso reprodutivo do organismo que a possui, em outros termos, sua aptidão<sup>21</sup>. Como esse é um conceito de genética de populações, sendo expresso em termos da representatividade dos replicadores nas

---

20 Esta posição é compartilhada por outros pesquisadores, ver CASSIDY (1981).

21 Existem pelo menos duas maneiras de interpretar aptidão. Seguimos aqui o conceito tal como apresentado por Lloyd que define aptidão a partir de uma interpretação operacional. A outra interpretação é de cunho realista, e define aptidão a partir de descrições da bioengenharia.

sucessivas gerações, o que se percebe é que o debate em torno do interagente está marcado pela construção de modelos matemáticos em genética. Esses modelos almejam determinar os tipos de seleção que estão operando em um determinado caso de mudança evolutiva, além de indicar os níveis em que essa opera. O fator relevante da ‘questão do interagente’ é que a mesma “não envolve a atribuição de adaptações ou benefícios ao interagente” (LLOYD, 2001, p. 271), somente importando a presença da característica em um determinado nível e sua relação com a sobrevivência e o sucesso reprodutivo do interagente. O que nos parece interessante no ponto salientado por Lloyd é que se poderia escapar da necessidade de determinação de se uma característica é o resultado de um processo seletivo, ou seja, uma adaptação. Como já vimos com Dawkins (seção 2.4), definir se uma característica é uma adaptação apresenta um considerável grau de dificuldade, portanto, consideramos que o foco no interagente pode ser considerado vantajoso para alguns tipos de análises. Para Lloyd, o erro mais comum de interpretação dos modelos que buscam esclarecer essa questão é supor que a presença de interagentes em um determinado nível implica que esses sejam os manifestantes de adaptações naquele nível.

A segunda questão é relativa aos replicadores. Lloyd assume a posição de que os replicadores são genéticos<sup>22</sup> e busca esclarecer qual a porção do genoma que pode ser entendida como um replicador. Esta questão surge em consequência da dificuldade de definição de um gene e de propriedades do genoma que tornam complexo isolar um gene. No caso dos níveis de seleção, o debate ocorre, em especial, em torno das consequências do ‘desequilíbrio de ligação’. O desequilíbrio de ligação é a ocorrência, na população, de uma frequência maior de uma

---

22 Há outras entidades que são possíveis replicadores, mas, da mesma forma que Dawkins, Lloyd não as considera relevantes para o debate em questão.

determinada combinação entre dois genes do que a esperada pelo produto de suas frequências individuais. Ocorre, normalmente, devido a uma ligação física entre os genes em questão. Em casos nos quais a ligação entre todos os genes é muito alta, seria difícil considerar um gene como replicador, sendo necessário tratar o genoma integralmente como o replicador. Embora bastante discutida durante vários anos, esta questão tem apresentado um decréscimo de importância no debate, ficando restrita a definições de parâmetros em modelos de genética de populações.

A terceira é a 'questão do beneficiário'. A pergunta subjacente à mesma é: "Quem se beneficia do processo de evolução por seleção?" (LLOYD, 2001, p. 271). Haveria dois tipos de respostas possíveis, dependendo da consideração de o beneficiário ser de longo ou de curto prazo. Lloyd afirma que é a esta questão que Dawkins está respondendo com a teoria do 'gene egoísta', considerando o gene como o beneficiário de longo prazo das adaptações. Além disso, pontua que Dawkins enfatiza que só os replicadores podem ser considerados os beneficiários das adaptações por satisfazerem o critério de agência, ou seja, por apresentarem responsabilidade causal pelas adaptações. Segundo Dawkins (1984, p. 132): "O poder que um gene exerce sobre seu mundo é sua influência na síntese de proteínas que, por sua vez, se torna influência no desenvolvimento embriológico de fenótipos" A segunda possibilidade de resposta, que trata do beneficiário de curto prazo, é considerada por Lloyd menos relevante. São relativas às propostas que julgam que o nível biológico no qual o processo de seleção produz adaptações é o beneficiário das mesmas. Esta identificação entre, de um lado, a exibição de uma determinada adaptação por uma determinada entidade, e de outro, esta ser a beneficiária da mesma, não é necessária, como vimos em diversos exemplos desenvolvidos no capítulo anterior (em especial a relação entre parasitas e

hospedeiros, na seção 2.8).

A quarta questão é relativa ao nível de manifestação das adaptações, podendo ser representada pela pergunta: 'quando uma população evolui por seleção natural qual é a entidade que se adapta?'. A identificação entre a unidade de seleção e a entidade manifestante das adaptações é considerada por Lloyd como o motivo de grande parte das confusões que têm surgido no debate sobre níveis de seleção. Parte da dificuldade surge da dualidade de sentido do conceito de 'adaptação', que pode significar qualquer característica que seja resultado direto do processo de seleção naquele nível, ou somente as características que trazem algum benefício para seu possuidor.

Embora possa, à primeira vista, parecer que Dawkins estaria interessado na questão do replicador, Lloyd considera que ele está realmente interessado em uma versão especial da questão do beneficiário, especificamente no aspecto ontológico da mesma. Dawkins argumenta que os replicadores são os beneficiários das adaptações por serem as únicas entidades que sobrevivem ao longo do tempo evolutivo. Sua resposta é uma combinação da questão do beneficiário com a questão do manifestante das adaptações. Isto posto, Lloyd discute dois aspectos da posição de Dawkins: sua interpretação do replicador como "verdadeira" unidade de seleção e sua caracterização da posição de seus oponentes. Para Dawkins, o replicador é a verdadeira unidade de seleção, e os veículos - organismos ou grupos - são somente unidades de função no processo de seleção natural. Ele não nega que os interagentes estão envolvidos no processo de seleção, mas enfatiza que sua questão não é a do interagente. Também não está interessado na questão do replicador, pois usa uma definição ampla de gene, não sendo necessário precisar qual o tamanho do genoma que deve ser considerado como um replicador. Sua

visão também não será afetada se o replicador for maior ou menor, ou mesmo se for o genoma como um todo. Podemos perceber esta rejeição à questão do interagente quando Dawkins coloca como qualificação para ser unidade de seleção apenas que uma entidade sobreviva, ou deixe de sobreviver. A única entidade que se mostra adequada a esta qualificação ao longo do tempo evolutivo é o replicador, pois os interagentes simplesmente desaparecem no processo, seja pela seleção ou pela reprodução. Este raciocínio conduz a uma única resposta possível à questão da entidade que é a beneficiária das adaptações: o replicador. Especificamente, os replicadores ativos de linhagem germinativa seriam as únicas entidades que efetivamente se beneficiariam das adaptações, e a razão mais simples que se poderia apontar para isto é o fato que são estes que permanecem ao longo do tempo de forma a se beneficiarem das mesmas.

Segundo Lloyd, parte da crítica que Dawkins faz às posições que defendem os veículos como unidades de seleção é legítima. O problema é que ele mantém o foco nos organismos como veículos, não considerando devidamente o conceito de interagente, que é o conceito que a maioria dos pesquisadores que defende a seleção individual e de grupo aplica. A visão criticada por Dawkins é a que assume o organismo individual simultaneamente como o interagente, o beneficiário e o manifestante das adaptações.

### **3.2. REALISMO *versus* PLURALISMO**

Outro ponto importante do debate sobre os níveis de seleção tem se dado em torno do tema realismo *versus* pluralismo. O que se avalia é se a seleção nos diversos níveis é uma questão de fato ou se é uma escolha de perspectiva. Os



realistas afirmam que o nível no qual a seleção natural atua é uma questão que pode ser determinada empiricamente, havendo apenas uma resposta que expõe corretamente o que ocorre em um determinado caso em estudo. Os pluralistas, ao contrário, defendem que nem sempre é possível esta determinação e que mais de um modelo pode descrever as forças seletivas que estão atuando no caso em questão.

Este debate ocorreu de forma bastante intensa logo após o surgimento da teoria do gene egoísta e se mantém atual, através das propostas de seleção em múltiplos níveis simultâneos. Okasha (2004) distingue duas fases nesta discussão, a primeira ocorreu nos anos 1980 e o ponto em questão era se haveria uma equivalência entre as explicações por seleção individual e seleção gênica. Esta fase do debate teria se encerrado com a distinção efetuada por Hull entre replicadores e interagentes e a posterior constatação de que cada uma destas entidades estaria envolvida de forma diferente no processo de seleção, portanto, ambos os enfoques seriam possíveis. Consideramos que este seria um tipo de pluralismo abrandado, visto que não delibera acerca da questão da causalidade, ou seja, não determina se as diferentes descrições abarcam as causas que efetivamente estão em ação, mas simplesmente aceita as descrições como equivalentes. A segunda fase se desenvolve nos anos 1990, a partir dos modelos de seleção 'intradêmica' de D. S. Wilson. Estes são modelos que avaliam a evolução de traços afetados pela estrutura populacional, ou seja, avaliam populações cuja natureza de interação entre os indivíduos é condicionada pelo conjunto de características genéticas e demográficas dessa população e na qual evoluem traços que não ocorreriam se a população não mantivesse esta estrutura específica e se os cruzamentos se sucedessem ao acaso. O debate ocorreu pelo fato deste modelo poder ser analisado tanto a partir da visão

realista como da pluralista. No primeiro caso, tratando-se a estrutura populacional como parte do ambiente do indivíduo selecionado e, no segundo, como um componente de seleção de grupo do processo seletivo.

Entendemos que no cerne da questão realismo *versus* pluralismo está o conceito de causalidade e sua relação com a seleção natural como força evolutiva. Os modelos de seleção, seja gênica, individual ou de grupo, muitas vezes buscam explicar o mesmo processo evolutivo. Nestes casos, a questão que se coloca é: quando mais de um modelo, cada qual em um diferente nível de seleção, representa corretamente as questões de fato, então todos estes modelos revelam as causas reais? Enquanto os selecionistas gênicos tendem a afirmar que somente o replicador gênico representa a real causa, os pluralistas sustentam a possibilidade de que mais de um modelo de seleção pode apresentar as causas reais, defendendo que, ainda assim, é possível estabelecer bases racionais ou pragmáticas para que se escolha um destes modelos como o melhor representante do processo evolutivo em questão.

### **3.2.1.CAUSALIDADE**

Como vimos (seção 2.3), Dawkins reduz a importância da questão da causalidade em biologia. Em seus termos: “Filósofos, possivelmente de forma justificada, dão grande importância ao conceito de causalidade, mas, para um biólogo experimental, causalidade é um simples conceito estatístico” (DAWKINS, 1982, p. 11). Embora concorde que, em geral, pouco se tem discutido sobre causalidade em biologia evolutiva<sup>23</sup>, C. Kenneth Waters (1991) afirma que a biologia evolucionista carrega uma visão realista da natureza e, especificamente, da seleção

---

23 É interessante notar que há autores que defendem um ponto oposto, por exemplo, REISMAN (2001) questiona a relevância do conceito de causalidade no debate sobre níveis de seleção.

natural como força causal. Isto pode ser percebido claramente no debate sobre níveis de seleção, com os selecionistas gênicos defendendo que o replicador é o real nível de seleção e sendo criticados pelos defensores da seleção individual e de grupo exatamente neste ponto. Waters afirma que o esclarecimento dos argumentos sobre causalidade que estão implícitos no debate seria fundamental para a melhor compreensão do mesmo. Concordamos com Waters nesta questão e consideramos que a posição de Dawkins de tratar a questão da causalidade de forma simplificada não encaminha a discussão no caminho adequado, assim, iremos seguir a exposição de Waters (1991) <sup>24</sup>, buscando esclarecer as noções de realismo contidas no debate sobre níveis de seleção. Seriam duas as principais suposições realistas: a primeira afirma a unicidade de nível no qual a seleção natural atua, enquanto a segunda declara que as forças de seleção devem cumprir um requerimento no estilo do princípio de Pareto [*Pareto-style*] para a causalidade probabilística. O princípio de Pareto afirma que dentro de um determinado fenômeno, algumas causas têm efeito muito maior do que sugeriria sua participação relativa no todo. Este princípio também é conhecido como regra 80/20, assegurando que vinte por cento das causas responderiam por 80 por cento dos efeitos. Neste caso específico, a aplicação deste princípio pode ser entendida como uma versão suavizada da distribuição probabilística, afirmando que para um gene ser considerado um fator causal positivo ele precisa aumentar a probabilidade de um resultado positivo em algum contexto e não diminuir a mesma em nenhum contexto.

Waters (1991, p. 554) afirma que “A seleção [natural] eventualmente parece agir em diferentes níveis quando modelada (corretamente) em diferentes quadros [*frameworks*]” e que Dawkins chegou a uma conclusão similar. Esta afirmação é a

---


24 Neste artigo Waters defende que a interpretação realista da forças de seleção precisa ser revista, e, em seus termos, moderada [*tempered*].

defesa de uma visão pluralista sobre o tópico níveis de seleção, visto que Waters sustenta que se pode representar a mesma causa de diferentes maneiras e é base que ele usa para defender a tese de que é necessário moderar a visão realista que a biologia carrega. A argumentação de Waters nesse sentido de um ‘realismo moderado’ é bastante atraente, porém, não iremos detalhar a mesma, pois neste momento o que nos interessa avaliar é se a posição de Dawkins efetivamente pode ser considerada pluralista.

De fato, no início do livro *O Fenótipo Estendido*, Dawkins (1982, p.1) declara que sua tese é: “(...) um ponto de vista, uma forma de olhar para fatos e idéias familiares e uma forma de efetuar novas questões sobre os mesmos” e efetua uma analogia entre a seleção gênica e a seleção individual como dois aspectos do mesmo cubo de Necker<sup>25</sup>, em outros termos: duas percepções de uma mesma coisa, que não são em si mesmas ‘corretas’ ou ‘verdadeiras’. A primeira leitura destas afirmações de Dawkins parece nos conduzir a uma visão pluralista da seleção natural quando o tema é ‘níveis de seleção’, tal como apresentado por Waters (1991). Sober e Wilson afirmam, no mesmo sentido de Waters, que: “Dawkins (1982) argumenta que a escolha do gene como a única unidade de seleção é um fator de conveniência, não uma questão de fato” (SOBER & WILSON, 1994, p. 552). São posições de importantes pesquisadores que não podemos deixar de considerar, porém, propomos que é possível entender as afirmações de Dawkins de outra forma. Para desenvolver nossa argumentação, vamos inicialmente seguir Gould (2002, p. 640), no qual encontramos duas afirmações interessantes a respeito da analogia que Dawkins efetua entre os pontos de vista gene-cêntrico e individual e

---

25 O cubo de Necker é uma figura ambígua, desenhada no plano como dois quadrados ligados, que o cérebro humano percebe como um cubo tridimensional, ora com uma face à frente, ora com a

outra face. 

as duas percepções do cubo de Necker. Ele a analisa como a admissão de uma mudança de posição de Dawkins, que teria passado de uma teoria totalmente baseada na seleção gênica, apresentada em 1976 com o livro *O Gene Egoísta*, para uma posição convencionalista, explícita no livro *O Fenótipo Estendido* de 1982. Esta afirmação é concorde com a de Waters de que Dawkins seria um pluralista. Porém, no mesmo texto encontramos outra afirmação que caminha no outro sentido, o de nossa argumentação a favor de uma posição realista para Dawkins. Gould (2002, p. 616) declara: “Todos nós sabemos que eles [Williams e Dawkins] escolheram os genes como os fundamentais – e efetivamente exclusivos – replicadores, portanto, como a unidade de seleção na teoria darwiniana”. Sterelny (2001, p. 25) também afirma: “Mesmo após a evolução cruzar o limite do organismo, Dawkins, e antes dele C. G. Williams, defende que o gene permanece a unidade de seleção”. Estas citações nos permitem propor uma leitura da posição de Dawkins como realista. Uma hipótese a ser considerada é que ele efetuou esta aproximação entre seu ponto de vista gene-cêntrico e o ponto de vista ortodoxo da seleção individual pela virtual impossibilidade de se comprovar experimentalmente a unicidade da seleção gênica. Isto nos parece indicado na seguinte declaração: “É [a seleção gênica] uma visão diferente e eu suspeito que, ao menos em alguns casos, fornece um entendimento mais profundo. Mas eu duvido que exista algum experimento que possa ser efetuado para provar a minha afirmação” (DAWKINS, 1982, p. 1).<sup>26</sup> Em toda sua obra percebemos que o objetivo de Dawkins é uma mudança de ponto de vista, passando do organismo individual para os replicadores gênicos. Assim, entendemos que o fato de Dawkins sustentar que seu ponto de vista, em alguns casos, é análogo à visão ortodoxa de seleção individual não é equivalente à

---

26 Ao contrário de Dawkins, Gould (2002, p. 613) considera que a teoria do ‘gene egoísta’ está baseada em um erro conceitual e não em questões ligadas ao conhecimento que temos do mundo empírico.

aceitação de uma posição pluralista, significando apenas a anuência a uma obviedade, de que os organismos são os focos visíveis do processo seletivo. Portanto, entendemos a afirmação de Dawkins no mesmo sentido da de Sober e Wilson (1994, p. 553) que se consideram “pluralistas ao nível das análises [*approaches*] heurísticas e monistas ao nível das afirmações factuais sobre a natureza”.

É consensual que posições diferentes quanto ao tema ‘níveis de seleção’ levam a diferentes previsões. Podemos usar como exemplo o caso emblemático para o debate sobre ‘níveis de seleção’: a evolução do altruísmo. Ao analisar um mesmo caso de estudo os pesquisadores partidários da seleção individual prevêm a evolução do egoísmo enquanto os defensores da seleção de grupo prevêm a evolução do altruísmo. Isto nos leva a considerar que, para todo pesquisador que possui uma posição definida quanto à existência de um nível de seleção privilegiado, a questão das unidades de seleção precisa ser considerada do ponto de vista realista e não pluralista ou convencionalista. Dawkins considera que somente a seleção ao nível do gene é que captura as causas reais do processo evolutivo. Assim, mesmo que descrição do ponto de vista do indivíduo possa eventualmente ser equivalente à descrição do ponto de vista do gene, somente a segunda reflete o que realmente está ocorrendo na natureza.

Okasha (2003) entende que parte da questão foi resolvida nos anos 1980, com a distinção entre replicadores e interagentes. Uma posição pluralista teria sido alcançada, com a maioria dos pesquisadores concordando que opor seleção gênica e seleção individual seria uma confusão entre categorias diferentes, pois genes são replicadores e organismos são interagentes, sendo possível o uso de ambas as categorias na descrição de um dado processo evolutivo. Consideramos que esta

afirmação de Okasha reflete apenas parte da questão, pois não aborda a questão da causalidade, tal como tratada acima. A posição pluralista efetivamente teve nos anos 1990 um desenvolvimento bastante grande, porém em termos mais sofisticados. É especialmente interessante a posição conhecida como 'pluralismo gênico', defendida por Philip Kitcher, Kim Sterelny e Waters. Sua proposta é de um 'realismo temperado', que Waters (1991, p. 572) apresenta da seguinte forma:

A lição a ser aprendida é que o realismo a respeito da força de seleção precisa ser temperado. Não podemos mais manter que uma descrição verdadeira de um processo seletivo forneça a única identificação correta das forças seletivas operantes e dos níveis em que ocorrem. Ao contrário, devemos aceitar a idéia que as causas de um e o mesmo processo de seleção podem ser descritas corretamente por explicações que modelam a seleção em diferentes níveis.

Estamos interessados nesta versão de pluralismo por dois motivos principais: o primeiro é que esta mantém o realismo das causas de seleção natural, o segundo está ligado à aplicação atual do tema 'níveis de seleção' no desenvolvimento de uma teoria que explique o surgimento e a manutenção da hierarquia biológica tal como é. Não vamos desenvolver este tema neste trabalho por esta temática estar bastante afastada do trabalho original de Dawkins, que não tem trabalhos posteriores neste sentido.

Lloyd (2005) classifica o pluralismo em quatro tipos. O primeiro seria um pluralismo fraco, no qual diferentes representações do processo de seleção seriam possíveis e adequadas, mas somente uma atingiria o maior grau de adequação. Para Lloyd este é o tipo de pluralismo defendido pelos selecionistas gênicos<sup>27</sup>, para os quais somente a representação que atribui eficácia causal ao gene apresentaria a adequação máxima. Os outros três tipos de pluralismo seriam os que teriam real interesse filosófico. O primeiro destes tipos defende que todo fenômeno precisa ser

---

27 Neste artigo específico os selecionistas gênicos a que Lloyd se refere são Philip Kitcher, Kim Sterelny e Ken Waters.

descrito a partir de múltiplos níveis, sendo todos independentes e de igual importância na descrição do mesmo. O segundo tipo de pluralismo forte é aquele que afirma que uma adequada descrição da realidade somente pode ocorrer a partir do conjunto das diferentes descrições. A diferença entre estes dois tipos é que no primeiro caso cada descrição é tomada isoladamente, enquanto no segundo é necessário que todas sejam consideradas de forma articulada. O terceiro e último tipo de pluralismo significativo é concernente ao nível dos critérios, sendo independente das teorias que forem usadas na descrição dos fenômenos. Lloyd não analisa diretamente a posição de Dawkins neste artigo, mas consideramos que, assim como os demais selecionistas gênicos por ela citados, se quisermos incluir Dawkins entre os pluralistas somente poderíamos fazê-lo no primeiro tipo de pluralismo, uma versão enfraquecida e pouco significativa. Portanto, entendemos ser mais interessante continuar considerando Dawkins um realista.

### **3.2.2.CRÍTICAS AO REALISMO GENE-CÊNTRICO DE DAWKINS**

A defesa de Dawkins da seleção gênica como a real instância de atuação da seleção natural é considerada inconsistente por Sober e Lewontin (1982, p. 158), que afirmam: “Apesar de modelos de processos evolutivos adequados a esta visão de seleção gênica permitirem computação, eles normalmente representam mal as causas da evolução”. São autores que rejeitam a interpretação instrumentalista das teorias científicas e a interpretação contrafactual ou meramente estatística dos conceitos de causalidade e força, defendendo uma posição realista a respeito da força de seleção natural. A simples previsão de um evento, embora relevante, não é a única meta de uma teoria científica, nem deve ser o único critério de avaliação da



mesma, sendo necessário, para uma visão realista, que as mesmas também identifiquem as causas do evento. Os argumentos básicos da crítica que Sober e Lewontin (1982) efetuam à teoria do gene egoísta são os que são levantados contra a interpretação instrumentalista da genética de populações em geral. Estes autores avaliam que Dawkins estaria considerando apenas os efeitos de mudanças nas frequências gênicas, sem considerar as reais causas que ocorreriam em níveis mais altos. Nem o fato de a frequência dos genes mudar durante o processo seletivo, e, portanto, deste processo poder ser representado pela mudança na frequência gênica, nem a facilidade de computação desta mudança devem ser tomados como uma prova de que este é o nível onde efetivamente a seleção natural atua. Waters (1991, p. 556) explicita a posição de Sober: “Ele distingue entre seleção *de* e seleção *para*, mostrando que a seleção *de* um conjunto particular de objetos pode ser induzida de diferentes modos por seleção *para* diferentes propriedades”. É um argumento que explicita que não se pode considerar correlação como equivalente a causalção, como claramente colocado por Sterelny (2001, p. 28):

“Mudanças evolutivas em uma população de organismos são rastreadas pelas mudanças no conjunto genético desta população em evolução. Então é comum que a mudança evolutiva em uma população esteja correlacionada com a mudança no conjunto genético desta população. Porém, correlação não é o mesmo que causalção”.

Gould (2002) sistematiza as críticas ao selecionismo gênico em uma série de sete argumentos. O primeiro é relativo à distinção entre replicadores e interagentes, conceitos que a partir de sua definição por Hull servem de base para a discussão sobre ‘níveis de seleção’. Gould afirma que esta distinção é útil, porém foi tratada pelos selecionistas gênicos, em especial por Williams e Dawkins, como uma dualidade na qual os replicadores seriam os únicos agentes ativos e funcionais, e os

interagentes sendo meros repositórios passivos dos primeiros <sup>28</sup>. Porém, este seria um uso indevido, pois a proposta de Hull para a análise da seleção natural envolve tanto replicadores como interagentes em “um processo no qual extinção e proliferação diferencial de interagentes causa a perpetuação diferencial dos replicadores que os produzem” (HULL, 1980, p. 318).

O segundo argumento aponta que a concepção de ‘replicação fiel’ como o critério central da visão gene-cêntrica é um equívoco. Dawkins, assim como Williams, defende que os organismos não podem ser considerados como a unidade fundamental de seleção devido à desagregação que sofrem durante o processo de reprodução. Os genes, ao contrário, teriam a propriedade de transmitirem cópias fiéis às gerações seguintes, podendo assim ser considerados como unidades de seleção. Para Dawkins, o organismo seria uma unidade de função e o gene a única unidade de seleção. Gould critica os critérios de fidelidade, imortalidade e prioridade ancestral, estes teriam sido escolhidos por sua equivalência com virtudes culturais e não por serem critérios necessários para o debate sobre níveis de seleção. Além disto, Dawkins estaria confundindo o fato dos genes terem surgido anteriormente aos organismos na história biológica com a suposição de que isto levaria à dominação atual dos primeiros sobre os posteriores, ou seja, para Gould, anterioridade histórica não é o mesmo que dominação atual. Para Gould, o conceito de emergência desmonta a argumentação de Dawkins, visto que o surgimento de unidades de mais alto nível envolve a manifestação de propriedades emergentes, que não podem ser reduzidas às interações entre as unidades de mais baixo nível que deram origem a esta. E assim: “Unidades de mais alto nível se tornam, por

---

28 Gould defende que os replicadores não são os agentes causais da evolução, papel que seria reservado aos interagentes de diferentes níveis hierárquicos. Não vamos desenvolver aqui a posição de Gould devido ao escopo desta dissertação, explicitando apenas as críticas que efetua à teoria do ‘gene egoísta’.

definição, um agente independente em seu próprio direito, e não um “escravo” passivo de seus constituintes controladores”. (GOULD, 2002, p. 618).

O terceiro argumento é uma rejeição da replicação como critério de agência, considerando que é um erro identificar a medição de um atributo hereditário como equivalente ao mecanismo que produz sucesso reprodutivo diferencial. Este argumento reflete uma das críticas mais comuns à teoria gene-cêntrica, confundir ‘contabilidade’ [*bookkeeping*] com causalidade. Para Gould, esta confusão é tão comum devido a ‘persistência’ e ‘replicação’ serem critérios necessários para a definição de uma entidade biológica como um indivíduo que pode evoluir. Esta seria uma falácia que surge quando não se distingue entre condições necessárias e condições suficientes. As condições de hereditariedade e persistência são necessárias para um indivíduo ser considerado uma entidade evolutiva, mas não são suficientes, sendo necessário que este também atue de forma coesa e direta com o ambiente. Os genes são claros representantes das duas primeiras condições, mas, em geral, não manifestam este último critério. Até aqui a argumentação de Gould é a que encontramos em vários artigos, tanto dele como de outros críticos do gene-centrismo, mas ele agrega outro ponto, aplicando alguns conceitos tal como propostos por Darwin. Assim, aplica a metáfora da seleção natural agindo como uma peneira sobre diversos indivíduos de uma dada população. Esta peneira ao ser sacudida pelo ambiente manteria alguns indivíduos e perderia outros. A permanência dependeria de propriedades emergentes dos indivíduos, que passariam as mesmas às futuras gerações, as quais, por sua vez, seriam submetidas ao mesmo processo. Os indivíduos não precisariam gerar cópias fiéis de si mesmos, mas somente ser capazes de aumentar a representatividade de sua contribuição hereditária nas próximas gerações quando considerados em relação a

outros indivíduos. Darwin percebia os organismos individuais como unidades de seleção e, por desconhecer os mecanismos de herança genética, aceitava a possibilidade de herança por mistura de características. Este fato leva Gould a concluir que o conceito de replicação fiel não é necessário para a concepção de seleção natural. Darwin entendia o critério de agência como relativo a unidades de seleção que interagem com o ambiente e se reproduzem diferencialmente por conta desta interação. Segundo Gould, este é o critério que devemos considerar como válido.

O quarto argumento afirma que o critério próprio para identificação de unidades de seleção é a interação, o que não está representado na teoria genocêntrica. Esta afirmação é o ponto a partida para Gould (2002, p. 623) definir pluri-produção [*plurifaction*] como: “o aumento relativo da representação de um indivíduo na hereditariedade das gerações suficientes” e caracterizar “seleção como ocorrendo quando a pluri-produção resulta *de uma interação causal entre traços de um indivíduo evolutivo* (uma unidade de seleção) *e o ambiente* de forma que isto aumente o sucesso reprodutivo diferencial do indivíduo”.

O quinto argumento é relativo à incoerência interna do selecionismo gênico, sendo desenvolvido a partir da análise textual de documentos relevantes desta teoria. Gould inicia sua argumentação retomando a proposta de Aristóteles na qual a causalidade se apresentava em quatro aspectos: causa material, causa eficiente, causa formal e causa final. Esta classificação não é comum hoje em dia, mas podemos considerar que a definição de ‘causa’ na ciência atual é análoga ao que era a causa eficiente aristotélica. Obviamente as bases materiais e formais continuam a ser consideradas relevantes, porém não como causas, mas como condições ou restrições operacionais. O conceito de causa final foi abandonado

após a revolução cartesiana. O erro do selecionismo gênico seria considerar os genes como causas eficientes da seleção natural, quando estes seriam, mais corretamente, condições materiais ou formais. Os selecionistas gênicos teriam confundido a importância que os genes efetivamente têm como causa material com a proposta de que os mesmos seriam as causas eficientes. Para Gould (2002, p. 627): “Genes representam o produto, não o agente – o material de continuidade, não a causa do resultado”. Portanto, os argumentos dos selecionistas gênicos a favor do gene como unidade de seleção estariam baseados em dois pontos: negar a existência de propriedades emergentes dos organismos e esquivar-se atrás do conceito de *ceteris paribus*<sup>29</sup>. Nenhum dos argumentos seria sustentável, não representando muito mais do que um jogo de linguagem. Os selecionistas gênicos não reconheceriam que a existência de propriedades emergentes destrói sua teoria, somente admitiriam que as propriedades emergentes pudessem eventualmente significar um problema, mas buscariam a solução em analogias que evitassem a questão. Além disso, sua aplicação do critério *ceteris paribus* ocorreria de maneira indevida. Este critério é válido para um uso heurístico e como uma ferramenta experimental quando efetivamente se podem manter vários fatores constantes enquanto apenas um se altera. A realidade biológica dos níveis de seleção não se enquadra nestes usos, assim, o que os selecionistas gênicos têm feito é extrapolar o domínio ao tentar aplicar esta ferramenta para defender o gene como unidade de seleção.

O sexto argumento retoma a relação indevida entre contabilidade [*bookkeeping*] e causalidade a partir de outros três pontos. O primeiro é o reducionismo presente na tradição científica ocidental. Dawkins adotaria esta busca

---

29 *Ceteris paribus* é uma expressão latina e significa o procedimento no qual se isola um fator, considerando os outros como invariantes para a análise em questão.

por explicar os fenômenos de larga escala a partir de seus elementos constituintes, como é o caso quando assume a necessidade de explicar todo o mundo biológico a partir de sua estrutura básica: o gene. O segundo ponto está ligado ao próprio sucesso da Síntese Moderna e da genética de populações, que conduz ao que Gould considera uma falácia: supor que o sucesso prático de uma matéria equivale a uma explicação das estruturas da natureza. O terceiro ponto, o mais importante, pelo qual se confunde 'contabilidade' e causalidade está conectado ao motivo que levou os pesquisadores a escolherem o gene como unidade de registro de mudanças evolutivas: a assimetria intrínseca do fluxo causal em hierarquias de inclusão. O mundo biológico está organizado em uma hierarquia direcional, ou seja, na qual o fluxo de influência entre os diversos níveis é relevante. As mudanças nos níveis mais baixos desta hierarquia podem ou não causar efeitos nos níveis mais altos (causação ascendente), mas toda a mudança em um nível mais alto altera algo nos níveis mais baixos (causação descendente). Isto posto, torna-se claro o motivo pelo qual o gene foi escolhido como a melhor unidade de registro: genes são as unidades que mantêm o registro mais amplo de todas as mudanças evolutivas, não importando em que nível as mesmas ocorram. Com isto, Gould pretende afastar os motivos alegados pelos selecionistas gênicos para a escolha do gene como a unidade fundamental. O gene não teria sido escolhido por ser o elemento básico (a falácia reducionista), nem por ser o agente causal (a falácia selecionista), nem por ser replicador fiel, mas por ser boa testemunha das mudanças evolutivas.

O sétimo e último argumento de Gould busca mostrar que mesmo os selecionistas gênicos têm alterado sua posição de defesa estrita do gene como unidade de seleção para uma posição convencionalista<sup>30</sup>, o que seria um indicativo

---

30 Apresentamos a argumentação de Gould neste sentido na secção 3.2.1, quando discutimos a analogia do Cubo de Necker.

da incoerência da teoria.

## CAPÍTULO 4 – CONCLUSÃO

Esta dissertação buscou analisar a teoria do ‘gene egoísta’ tal como apresentada em seus dois principais livros: *O Gene Egoísta*, de 1976 e *O Fenótipo Estendido*, de 1982<sup>31</sup>, além de alguns dos principais tópicos de debate em torno do tema ‘níveis de seleção’ no qual a visão gene-cêntrica desenvolvida por Dawkins se insere. Ao finalizar este percurso gostaríamos de ressaltar alguns dos pontos que consideramos relevantes na mesma, bem como explicitar os desenvolvimentos que consideramos mais promissores quando o assunto é ‘níveis de seleção’.

O primeiro ponto que capturou nossa atenção quando começamos a analisar a posição de Dawkins é a importância da competição para sua visão de natureza, que entende no conflito e na cooperação o fator estruturante para o surgimento e manutenção da hierarquia biológica. Isto nos parece muito condizente com os princípios a partir dos quais Darwin desenvolveu sua teoria de seleção natural, capturando bem a estrutura do mundo biológico. Para nós, assim como encontramos em Gould (2002), a proposta de Dawkins significa o reconhecimento e aprofundamento do rompimento que o darwinismo significou com a intencionalidade como critério de formação do mundo biológico<sup>32</sup>. O desenvolvimento da teoria do ‘gene egoísta’ pode ser considerado como uma das instâncias de defesa do darwinismo, no sentido de que sua visão reforça a evolução biológica como um fenômeno que ocorre somente a partir de leis da natureza, sem nenhum tipo de propósito. Neste sentido, de diminuir os riscos de uma visão finalista do mundo

---

31 Os demais livros de Dawkins são de divulgação científica e em geral não explicitam sua teoria de um ponto de vista técnico.

32 A proposta de Dawkins não é a única teoria biológica que representa bem este ponto do darwinismo. Ressaltamos a mesma aqui por ser o objeto desta dissertação, não por algum tipo de exclusividade em relação a este tópico da revolução darwiniana.



biológico, Dawkins alega que a posição gene-cêntrica é importante, entre outros motivos, por diminuir a tendência ao antropomorfismo em biologia, visto que nenhum pesquisador pensa que o gene é uma entidade com consciência ou vontade, o que é mais comum quando o que está em foco são organismos, que muitas vezes agem como se tivessem um propósito. Consideramos este ponto da argumentação de Dawkins questionável, pois apesar de sermos mais suscetíveis em enxergar finalidades nas ações de organismos, nenhum biólogo darwinista realmente considera que um organismo evolui a partir de uma finalidade pré-estabelecida ou em direção a um determinado propósito. A base deste argumento de Dawkins poderia estar tanto na tendência de a mente humana entender o mundo como se as coisas tivessem um propósito como no uso tão comum da linguagem teleológica em biologia. Ainda assim, consideramos o argumento inconsistente, pois o primeiro ponto é superado a partir do treinamento que cada biólogo obtém ao longo de sua formação, e o segundo não pode ser usado por Dawkins como um ponto a favor da visão gene-cêntrica, visto seu próprio texto é recheado de analogias e de expressões teleológicas.

Outra questão que destacamos na teoria de Dawkins, especialmente como desenvolvida em *O Fenótipo Estendido*, é a compreensão da hierarquia biológica atualmente existente como o resultado do processo evolutivo. Dawkins não considera a hierarquia como um dado, mas como algo que se construiu em um processo histórico no qual vários fenômenos são relevantes, sendo a seleção natural o principal processo articulador na formação do mundo biológico tal como é hoje. Dawkins pretende que a seleção gene-cêntrica seja o ponto fundamental a partir do qual se possa compreender a evolução biológica em seus diversos níveis e, embora não desenvolva diretamente uma teoria desta formação, sinaliza que é necessário

um equilíbrio dinâmico entre cooperação e competição entre os genes de tal forma que seja possível o surgimento e a manutenção de unidades de nível mais alto. Esta visão estaria inserida em várias correntes atuais da biologia, que consideram uma das grandes questões da ciência contemporânea a compreensão da formação da hierarquia biológica. À diferença de Dawkins, estas correntes entendem que na formação da hierarquia biológica foi necessário que a seleção natural atuasse em mais de um nível, o que poderia ocorrer tanto na mesma direção seletiva, quanto em direções opostas. Ou seja, um traço pode ser vantajoso quando avaliado do ponto de vista do indivíduo e desvantajoso do ponto de vista gênico ou de grupo. Isto está explícito em Okasha (2004), que afirma que grande parte do interesse em seleção multinível se deu pela crítica à concepção tradicional que toma a hierarquia biológica como um dado, considerando que o fato de genes serem encontrados em cromossomos, estes em células, que se organizam em tecidos e organismos, que formam grupos, seria algo “natural” e quase que a única possibilidade de organização do mundo biológico. É interessante notar que este é o mesmo ponto enfatizado por Dawkins, porém com uma conclusão bastante diferente. Se para Okasha a necessidade de compreender a formação da estrutura hierárquica existente no mundo biológico leva à formulação de uma teoria que aceita a atuação da seleção natural tanto nos genes quanto nos grupos, passando por todos os níveis intermediários, para Dawkins o entendimento desta estrutura só seria possível quando se percebe o processo de seleção natural como atuante em um único nível: o gênico. Para Okasha (2004, p. 3): “Então o problema dos níveis de seleção se torna não somente descobrir em qual nível ou níveis hierárquicos a seleção *agora* atua, mas o problema de compreender como os vários níveis da hierarquia evoluíram inicialmente”. Este seria o novo foco da questão de níveis de seleção,

descobrir como a seleção natural agiu sobre os diversos níveis ao longo do tempo formando a estrutura biológica atual. Entendemos que esta questão é a que se mantém, independentemente da posição de alguns pesquisadores que defendem que a seleção individual é o que realmente importa, ou mesmo de Dawkins que defende que a seleção gênica é a única que descreve as causas reais, pois a construção da atual estrutura hierárquica provavelmente necessitou da atuação da seleção natural agindo em vários níveis, inclusive em sentidos opostos. A estrutura hierárquica atualmente existente teria se formado pela interação dos níveis de seleção. Okasha chama esta posição de 'diacrônica', por abordar os fatos a partir de sua evolução histórica, em oposição à posição tradicional que seria 'sincrônica', observando o mundo tal como é em um determinado tempo. Para Okasha não é possível explicar consistentemente a evolução de entidades de nível superior sem utilizar a seleção multinível, posição com a qual concordamos.

Outra questão relevante, e intrinsecamente ligada à que acabamos de apresentar, é a avaliação de se a posição gene-cêntrica, tal como apresentada por Dawkins, é excessivamente reducionista. A maioria dos críticos da teoria do 'gene egoísta' considera que sim. O que Okasha (2006, p. 139-142) considera como reducionismo padrão, a estratégia de explicar o todo em termos de suas partes, é claramente aplicada à teoria de Dawkins e à teoria darwiniana em geral. Porém, não é este o conceito de reducionismo que em geral é aplicado quando se trata do tema 'níveis de seleção', mas sim o que afirma que toda mudança evolutiva pode ser explicada a partir das mudanças nas frequências gênicas. Também neste sentido temos que considerar Dawkins um reducionista. Embora alguns autores, tal como Sterelny (2001, p. 9) afirmem o contrário:

“Opositores de Dawkins frequentemente o retratam como um reducionista desvairado, que pensa que somente os genes são

importantes para a evolução. Esta não é sua visão. (...) A luta ecológica entre organismos para sobreviver e reproduzir é traduzida em sucesso diferencial nos genes que constroem os organismos”.

Nós consideramos que Dawkins realmente não trata o gene como a única entidade biológica relevante, considerando a existência e interação entre os diversos níveis biológicos como um fator de extrema importância. Porém, para nós ele assume a posição reducionista ao separar os campos de estudo da embriologia e teoria evolutiva, mantendo as interações entre os genes e o ambiente apenas no escopo da primeira. Acreditamos que tudo o que se tem compreendido sobre a evolução a partir das teorias de desenvolvimento<sup>33</sup> torna o isolamento destas duas áreas da biologia contraproducente.

Finalizamos esta dissertação com uma citação de Gould, um dos maiores críticos de Dawkins: “Durante minha carreira em ciência evolutiva, nenhum erro se provou mais frutífero no sentido de Pareto<sup>34</sup> que o ponto de vista gene-cêntrico. Seu ponto central, claramente expresso, nos forçou a reconceptualizar todo o domínio da causalidade evolutiva” (GOULD, 2002, p. 614). Se o percurso que fizemos pela obra de Dawkins não nos levou a defesa deste ponto de vista como o único nível de seleção, continua nos fascinando exatamente por todo o movimento que gerou tanto entre filósofos como entre biólogos.

---

33 Uma apresentação breve e interessante sobre a biologia do desenvolvimento pode ser encontrada em MEYER & EL-HANI (2005, p. 97-104).

34 Citado na epígrafe desta dissertação: “Dêem-me um erro frutífero, cheio de sementes, brotando com suas próprias correções. Podem guardar a sua verdade estéril para vocês mesmos.” V. Pareto.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, Richard D. & BORGIA, Gerald. "Group Selection, Altruism, and the Levels of Organization of Life". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1978, Vol. 9, pp. 449-74.
- BRANDON, R. N. "A Simple Theory of Evolution by Natural Selection", *Philosophy of Science*, 1982, Vol. 59, Nr. 2, pp. 276-281.
- CASSIDY, John. (1978) "Philosophical Aspects of the Group Selection Controversy" *Philosophy of Science*, Dec. 1978, Vol. 45, Nr. 4, pp. 575-594.
- \_\_\_\_\_. "Ambiguities and Pragmatic Factors in the Units of Selection Controversy". *Philosophy of Science*, Mar. 1981, Vol. 48, Nr. 1, pp. 95-111.
- CHARNOV, Eric L.; KREBS, John R. "The Evolution of Alarm Calls: Altruism or Manipulation?" *The American Naturalist*, Jan. - Feb. 1975, Vol. 109, Nr. 965, pp. 107-112.
- DARWIN, Charles. *Origem das Espécies*. São Paulo: Itatiaia, [1859] 2002.
- DAWKINS, Richard. *O Gene Egoísta*. Belo Horizonte: Itatiaia, [1976] 2001.
- \_\_\_\_\_. *The Extended Phenotype*. Oxford: Oxford University Press, 1982.
- \_\_\_\_\_. "Replicator Selection and the Extended Phenotype" in: SOBER, Elliot (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. London: MIT/Cambridge, 1984, pp. 125-141.
- DENNETT, Daniel C. *A Perigosa Idéia de Darwin: a Evolução e os Significados da Vida*. Rio de Janeiro: Rocco, [1995] 1998.
- EL HANI, C. N. "Between the cross and the sword: The crisis of the gene concept", *Genetics and Molecular Biology*, 2007, Vol. 30, Nr. 2, pp. 297-307.
- FERREIRA, M. A. "A Teleologia na Biologia Contemporânea". *Scientia Studia*, 2003, Vol. 1, Nr. 2, pp.183-193.
- GOULD, Stephen Jay. "Caring Groups and Selfish Genes" in: Sober, Elliot (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. London: MIT/Cambridge, 1984, pp. 119-124.
- \_\_\_\_\_. "Species as Individuals in the Hierarchical Theory of Selection" in \_\_\_\_\_. *The Structure of Evolutionary Biology*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 2002, pp. 595-645.

GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C. "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme" in *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 1979, Vol. 205, Nr. 1161, pp. 581-598.

GOULD, Stephen Jay & LLOYD, Elisabeth A. "Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *PNAS*, october 12, 1999, Vol. 96, Nr. 21, pp. 11904-11909.

HULL, David. L. Individuality and Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, vol. 11, pp. 311-32.

KELLER, Evelyn Fox. *O Século do Gene*. Belo Horizonte: Crisálida, 2002.

KELLER, Laurent (ed). *Levels of Selection in Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1999.

KERR, Benjamin & GODFREY-SMITH, Peter. "Individualist and Multi-Level Perspectives on Selection in Structured Populations". *Biology and Philosophy*, 2002, Vol. 17, pp. 477-517.

LEITE, Marcelo. *Promessas do Genoma*. São Paulo: Editora UNESP, 2002.

LENNOX, James G. "Philosophy of Biology", in SALMON, M.H. et al. (orgs.), *Introduction to the Philosophy of Science*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1992, pp. 269-309.

LEWONTIN, Richard C. "The Units of Selection". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1970, vol. 1, pp. 1-18.

\_\_\_\_\_ "The Structure of Evolutionary Genetics" in Sober, E. (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. London: MIT/Cambridge, 1984, pp. 3-13

LLOYD, Elisabeth. A. "Evaluation of Evidence in Group Selection Debates", *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1986, vol. 1, pp. 483-493.

\_\_\_\_\_ Units and Levels of Selection: An Anatomy of the Units of Selection Debates. in: SINGH, Rama. et al. *Thinking About Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001, vol. 2, 267-291

\_\_\_\_\_ "Why the Gene Will Not Return". *Philosophy of Science*, Chicago, Abril 2005, Vol. 72, Nr. 2, pp. 287-310.

MAYR, Ernst. "Typological versus Populational Thinking" in Sober, E. (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. London: MIT/Cambridge, 1984, pp. 14-17

\_\_\_\_\_ *O desenvolvimento do pensamento biológico*. Brasília: UNB, 1998.

MEYER, Diogo. & EL-HANI, Charbel. N. *Evolução: O Sentindo da Biologia*. São Paulo: UNESP, 2005.

NESSE, Randolph M. "Life Table Tests of Evolutionary Theories of Senescence". *Experimental Gerontology*, 1988, Vol. 23, pp. 445-453.

OKASHA, Samir. "Recent Work on the Levels of Selection Problem", *The Human Nature Review*, 2003, vol. 3, pp. 349-356.

\_\_\_\_\_. "The Levels of Selection Debate: Philosophical Issues", *Philosophy Compass*, 2004, vol. 1, pp. 1-11.

\_\_\_\_\_. *Evolution and the Levels of Selection*. New York: Oxford University Press. 2006.

REISMAN, Ken. "Interactors, Individuals and Trait-Groups". Stanford University, Abr. 2001, <http://www-philosophy.stanford.edu/papers/Reisman.pdf>.

SOBER, Elliott. "Holism, Individualism and the Units of Selection", in: SOBER, Elliott. (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. London: MIT/Cambridge, 1984.

\_\_\_\_\_. "Theory of Evolution". In CRAIG, E. (ed.) *Routledge Encyclopedia of Philosophy*, N.Y., 1988, Vol. 3.

SOBER, Elliott & LEWONTIN, Richard C. "Artifact, Cause and Genic Selection", *Philosophy of Science*, Jun, 1982, Vol. 49, Nr. 2, pp. 157-180.

SOBER, Elliot & WILSON, David Sloan. "A critical review of philosophical work on the units of selection problem" in *Philosophy of Science*, 1994, vol. 61, no. 4.

STERELNY, Kim. *Dawkins vs. Gould: Survival of the Fittest*. Cambridge: Icon Books, 2001.

TEMPLETON, Alan R. "Units and Targets of Selection" in: \_\_\_\_\_. *Population Genetics and Microevolutionary Theory*, St. Louis: Wiley-Liss, 2006 pp. 407-452.

WATERS, C. Kenneth "Tempered Realism about the Force of Selection". *Philosophy of Science*, Dec., 1991, vol. 58, no. 4, pp. 553-573.

WIMSATT, William. "Reductionistic Research Strategies and Their Biases in the Units of Selection Controversy" in Sober, E. (org). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, London: MIT/Cambridge, 1984.

WRIGHT, S. (1980) "Genic and Organismic Selection". *Evolution*, Set. 1980, Vol. 34, Nr. 5, pp. 825-843.