

O ORGANISMO, SUA INDIVIDUALIDADE, E IMPLICAÇÕES PARA A ECOLOGIA

Lidiane Andressa Cavalcante Uhlmann, Geraldo Mendes dos Santos e Fernando Mayer Pelicice

RESUMO

O organismo vivo se apresenta como um dos mais interessantes, importantes e onipresentes fenômenos da natureza. Um dos seus atributos mais fascinantes é a individualidade biológica, no sentido de que cada organismo é único no tempo e no espaço – uma característica básica da biodiversidade no planeta Terra. O organismo e sua natureza, entretanto, permanecem muito afastados das interpretações científicas. Com relação à Ecologia, historicamente, as pesquisas de rotina e as principais teorias não têm considerado o papel dos organismos e sua variação individual como fonte de padrões e processos, e apenas recentemente novas abordagens passaram a perceber a importância desses fenômenos. Neste sentido, o objetivo desse artigo é fazer uma análise sobre o or-

ganismo e sua individualidade, e suas consequências para a ciência ecológica. O intuito é aproximar o assunto dos ecólogos não habituados com o tratamento desses temas, especialmente os sul-americanos, considerando que a literatura sobre o assunto se encontra em língua inglesa, tem forte acento filosófico, e não costuma ser consultada por estudantes, cursos de formação, e especialistas. Nessa revisão, investigamos (i) teorias sobre o organismo, (ii) a natureza da individualidade, (iii) suas causas biológicas, e (iv) implicações para a Ecologia. A revisão deve ajudar os ecólogos a compreender e reconhecer o organismo e a sua individualidade como aspectos fundamentais na proposição de explicações, análise e interpretação dos dados ecológicos.

Introdução

O organismo vivo se apresenta como um dos mais interessantes, importantes e onipresentes fenômenos da natureza. O organismo é um agente com existência independente, um sistema com alto grau de interação interna, delimitado no tempo e no espaço, porém aberto, que emerge a partir de interações em níveis hierárquicos inferiores (e.g., moléculas, células) ao mesmo tempo que gera fenômenos em níveis superiores (e.g., espécies, populações, comunidades, ecossistemas) (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Drack e Betz, 2017). Um dos seus atributos mais fascinantes é a individualidade biológica (Pradeu, 2016), no sentido de que cada organismo é um indivíduo único, exibindo uma diversidade de variações no tempo e no espaço (Honneger e Bivort, 2018) – um componente

fundamental da biodiversidade no planeta Terra. Esse fenômeno, entretanto, não tem recebido a devida atenção na pesquisa biológica, embora autores defendam que a individualidade seja um traço universal e com valor adaptativo, preservado pela seleção natural, a qual garante a sobrevivência do ser vivo em um ambiente variável (Honneger e Bivort, 2018). Na verdade, o organismo e sua natureza permanecem muito afastados das interpretações científicas, e alguns autores defendem que o fenômeno deveria ter mais protagonismo nas teorias biológicas (e.g., Mayr, 1996; Bolnick *et al.*, 2003; Drack e Betz, 2017), pois se conectam intimamente com os processos biológicos e funcionamento dos ecossistemas.

Isso nos leva a entender que a consideração do organismo e sua individualidade pode ter implicações relevantes para

diferentes áreas da Biologia, em particular a Ecologia, uma ciência que lida com fenômenos que se manifestam em diferentes escalas espaço-temporais e níveis organizacionais. É curioso que a Ecologia tenha recebido, nas suas origens históricas, indicações de que o fenômeno ecológico era dependente do organismo individual (e.g., Gleason, 1917), porém apenas recentemente alguns pesquisadores têm buscado integrar as pesquisas com o problema e desenvolver arcabouços teóricos e metodológicos com o objetivo de incorporar a variação individual (Bolnick *et al.*, 2003; Réale *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2011). É notório, entretanto, que as pesquisas ecológicas de rotina, bem como suas principais teorias, não costumam levar em consideração o fenômeno do indivíduo, visto que trabalham majoritariamente com níveis

hierárquicos superiores, como populações, comunidades e ecossistemas – onde os organismos e sua variação individual são usualmente ignorados. Nisso, o ecólogo não é treinado a pensar que os padrões e processos ecológicos se iniciam a partir do comportamento, atributos e ações de organismos individuais. Não por acaso, a principal teoria da Ecologia, a teoria de nicho, em sua versão clássica, não leva em consideração as variações individuais, visto que o nicho é entendido como atributo da espécie (e.g., Tilman, 2004). Como consequência, a interpretação dos processos e padrões da natureza acaba por simplificar, minimizar ou desconsiderar o papel dos organismos, e naturalmente considera indivíduos co-específicos como equivalentes, fazendo com que o organismo individual seja raramente evocado nas reflexões

PALAVRAS CHAVE / Causalidade Dual / Individualidade / Organismo / Previsibilidade / Variação /

Recebido: 03/07/2022. Modificado: 16/02/2023. Aceito: 18/02/2023.

Lidiane Andressa Cavalcante Uhlmann (Autora para correspondência). Bióloga e mestre em Ecologia, Universidade Federal do Tocantins (UFT), Brasil. Professora, pesquisadora, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e

Conservação (PPGBec), Universidade Federal do Tocantins (UFT). Endereço: Rua 3, Q. 17, Jardim dos Ipês, Porto Nacional, Tocantins. 77500-000. e-mail: andressabio@mail.uft.edu.br.

Geraldo Mendes dos Santos. Biólogo e Filósofo, PhD em

Biologia de Água Doce e Pesca Interior, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brasil. Professor e pesquisador, INPA, Manaus, Amazonas, Brasil. e-mail:gsantos@inpa.gov.br.

Fernando Mayer Pelicice. Biólogo e PhD em Ecologia de Ecossistemas Aquáticos, Universidade Estadual de Maringá (UEM), Brasil. Núcleo de Estudos Ambientais (Neamb), UFT, Porto Nacional, Tocantins, Brasil. e-mail: fmpelicice@gmail.com.

THE ORGANISM, ITS INDIVIDUALITY, AND IMPLICATIONS FOR ECOLOGY

Lidiane Andressa Cavalcante Uhlmann, Geraldo Mendes dos Santos and Fernando Mayer Pelicice

SUMMARY

The living organism presents itself as one of the most interesting, important and ubiquitous phenomena of nature. One of its most fascinating attributes is biological individuality, in the sense that each organism is unique in time and space – a basic characteristic of biodiversity on planet Earth. The organism and its nature, however, remain far removed from scientific interpretations. With regard to Ecology, historically, routine research and leading theories have not considered the role of organisms and their individual variation as a source of patterns and processes, and only recently have new approaches begun to realize the importance of these phenomena. In this sense, the aim of this article is to analyze the organism and

its individuality, and its consequences for ecological science. The aim is to bring the subject closer to ecologists not used to dealing with these issues, especially South Americans, considering that the literature on the subject is in English, has a strong philosophical accent, and is not usually consulted by students, training, and specialists. In this review, we investigate (i) theories about the organism, (ii) the nature of individuality, (iii) its biological causes, and (iv) implications for Ecology. The review should help ecologists to understand and recognize the organism and its individuality as fundamental aspects in proposing explanations, analysis and interpretation of ecological data.

EL ORGANISMO, SU INDIVIDUALIDAD E IMPLICACIONES PARA LA ECOLOGÍA

Lidiane Andressa Cavalcante Uhlmann, Geraldo Mendes dos Santos y Fernando Mayer Pelicice

RESUMEN

El organismo vivo se presenta como uno de los fenómenos más interesantes, importantes y ubicuos de la naturaleza. Uno de sus atributos más fascinantes es la individualidad biológica, en el sentido de que cada organismo es único en el tiempo y el espacio, característica básica de la biodiversidad del planeta Tierra. El organismo y su naturaleza, sin embargo, quedan muy alejados de las interpretaciones científicas. Con respecto a la Ecología, históricamente, la investigación rutinaria y las principales teorías no han considerado el papel de los organismos y su variación individual como fuente de patrones y procesos, y solo recientemente los nuevos enfoques han comenzado a darse cuenta de la importancia de estos fenómenos. En este sentido, el objetivo de este artículo es ana-

lizar el organismo y su individualidad, y sus consecuencias para la ciencia ecológica. El objetivo es acercar el tema a los ecólogos poco acostumbrados a tratar estos temas, especialmente a los sudamericanos, considerando que la literatura sobre el tema está en inglés, tiene un fuerte acento filosófico y no suele ser consultada por estudiantes, en formación y especialistas. En esta revisión, investigamos (i) teorías sobre el organismo, (ii) la naturaleza de la individualidad, (iii) sus causas biológicas y (iv) implicaciones para la ecología. La revisión debe ayudar a los ecólogos a comprender y reconocer el organismo y su individualidad como aspectos fundamentales en la propuesta de explicaciones, análisis e interpretación de los datos ecológicos.

do cientista e nas teorias biológicas. Dessa forma, o organismo e seus atributos permanecem significativamente afastados do trabalho dos ecólogos, bem como dos conceitos e teorias de abordagens modernas, como a metacomunidade, invasão biológica, ou ecologia funcional.

A incorporação do organismo, sua individualidade e correspondente variabilidade nas pesquisas ecológicas exigirá o desenvolvimento de um entendimento sólido, por parte dos ecólogos, sobre a natureza ontológica do organismo. Existe literatura sobre o assunto, porém essas obras não costumam

ser consultadas pelos ecólogos, pois versam sobre assuntos pertencentes à Filosofia da Biologia (e.g., Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Godfrey-Smith, 2016; Drack e Betz, 2017). Além disso, é notória a existência de lacunas na formação filosófica dos ecólogos (e.g., Farji-Brener, 2020), um assunto que não costuma fazer parte dos cursos em Ecologia (e.g., Del Solar e Marone, 2001). Deve-se considerar também que as obras encontram-se escritas majoritariamente em língua inglesa, o que cria barreiras relevantes de acesso para estudantes e jovens ecólogos de países não-anglófonos. Neste sentido, o objetivo

desse artigo é fazer uma análise acerca do organismo, destacando a individualidade e seus efeitos na geração de variabilidade, com o intuito de aproximar o assunto dos ecólogos. Em particular, investigamos (i) teorias sobre o organismo, (ii) a natureza da individualidade, (iii) as causas biológicas da individualidade, e (iv) implicações para a ciência ecológica. Esperamos que o ensaio apresente o assunto aos ecólogos não habituados com o tratamento desses temas, especialmente aos sul-americanos, de modo que passem progressivamente a compreender e reconhecer o organismo e sua

individualidade como aspectos fundamentais na proposição de explicações, análise e interpretação das pesquisas ecológicas.

A natureza do Organismo

O organismo é um fenômeno concreto da natureza, mas sua conceituação mostra-se tarefa muito complexa (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000). Basta lembrar que o conceito tenta sintetizar, em uma única ideia, um fenômeno que se expressa em uma diversidade quase infinita de seres vivos que habitaram ou habitam o planeta. Uma definição consistente deve englobar uma

série de processos e comportamentos supostamente universais à toda biodiversidade. Ao longo da história da Biologia, muitos autores se debruçaram sobre o assunto com o intuito de fornecer os contornos ontológicos fundamentais do organismo. Aristóteles, na Antiguidade, foi talvez o primeiro, inaugurando a Biologia filosófica (Aristóteles, 2011). Este filósofo propôs que o ser vivo é um fenômeno orientado por propósitos (*telos*) e animado por uma alma (*psyche*), cujas funções diferem entre os seres em graus variados de perfeição (e.g., plantas, invertebrados, vertebrados, seres humanos). Ideias vitalistas e suas variações permaneceram hegemônicas e percorreram os séculos até o início do século XX (Allen, 2005), quando explicações com menor teor metafísico, porém não puramente mecanicistas, passaram a ser propostas e desenvolvidas. Mais recentemente, uma série de pesquisas (e.g., Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Brembs, 2011; Longo *et al.*, 2015; Godfrey-Smith, 2016; Pradeu, 2016; Drack e Betz, 2017) têm se debruçado sobre a natureza ontológica do organismo, bem como suas relações estruturais e funcionais, sugerindo que o assunto precisa ser incorporado pelos vários setores da Biologia.

Para Ludwig von Bertalanffy (1901–1972), um dos pioneiros na teorização moderna sobre o conceito de organismo, tal conceito deve ser o mais importante, central e geral da Biologia – como é o conceito de energia na física (Drack e Betz, 2017). Segundo ele, o organismo é um todo estruturado, um sistema feito de partes organizadas hierarquicamente e mantido em estado estável pela ação de um grande número de processos que atuam de forma ordenada, incluindo interações com o meio interno e externo. Esse todo estruturado gera uma série de processos, como crescimento, mobilidade, reprodução, autorregulação e automanutenção. O conceito de organismo sugerido por von Bertalanffy se encaixa

na interpretação da vida como propriedade emergente (Polanyi, 1968), ao considerar que o organismo é uma manifestação, em nível hierárquico superior, de processos, fenômenos e interações que ocorrem em níveis hierárquicos inferiores (moléculas, organelas, células, tecidos, órgãos, etc.). Nesse sentido, a emergência é uma característica de qualquer sistema complexo composto por partes organizadas em hierarquia, as quais criam fenômenos novos em níveis hierárquicos superiores a partir de uma determinada organização, ordem e fluxo de interações. A interpretação do organismo como um fenômeno complexo e emergente é bem reconhecida entre os pensadores modernos (e.g., Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Longo *et al.*, 2015; Godfrey-Smith, 2016; Drack e Betz, 2017). O organismo, nesse sentido, é mais que a soma aditiva de suas partes, pois o fenômeno vivo é uma manifestação de como as partes estão organizadas e interagem entre si.

O organismo, como propriedade emergente, é uma unidade discreta, com comportamento específico, limite espaço/temporal e identidade própria. Isso é válido tanto para organismos unitários (unicelulares ou multicelulares) como para os modulares (e.g., gramíneas, fungos filamentosos). Em organismos unicelulares, a célula por si só corresponde a um organismo, pois é uma unidade delimitada por uma membrana ou parede celular, sendo composta de diferentes organelas que estão dispostas de forma organizada em um meio intracelular; portanto uma unidade funcionalmente integrada e coesa. Em organismos multicelulares (incluindo os modulares), a célula individual não corresponde ao organismo, sendo um conjunto de partes que formam um todo em um determinado nível hierárquico (e.g., órgão, sistema, organismo), sendo o organismo o fenômeno que emerge dessa complexa rede de organização interna (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Longo *et al.*, 2015; Drack e Betz, 2017). A primeira vista,

a demarcação espaço/temporal de organismos multicelulares parece óbvia, especialmente para os unitários. No entanto, a demarcação pode ser bastante complicada; os organismos passam a ter limites mais vagos se considerarmos que, para a sua manutenção, a composição, simetria e autonomia de suas partes são alteradas, sendo possível o aparecimento de novos elementos com diferentes graus de interconectividade (e.g., renovação de células, perda/adição de órgãos ou membros, geração de novos indivíduos por modularidade, presença de simbioses). Os organismos multicelulares são mantidos pela ação de uma profusão de relações internas e externas, que foram desenvolvidas ao longo de sua história, o que inclui a simbiose entre células eucarióticas e seus parceiros microbianos, sendo, portanto, difícil delimitar o que constitui uma unidade funcional integrada e coesa (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Godfrey-Smith, 2016). Deve-se destacar, entretanto, que os organismos mantêm algum grau de isolamento do meio externo (por meio de membranas, tecidos ou outras estruturas), sendo um mecanismo fundamental para a manutenção de sua organização interna, metabolismo e homeostase frente a um ambiente em constante variação (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000). Isso não impede, contudo, que funcionem como sistemas permeáveis, pois realizam constantes trocas de matéria, energia e informação com o meio exterior, o qual é dotado de características muito diferentes à constituição interna do organismo. Esses aspectos indicam que a existência concreta do organismo, em termos de demarcação e limites físicos, é fluída em alguma extensão. Soma-se a isso a concepção de que as partes que compõem o organismo apresentam alta interdependência, e que não foram criadas independentemente pela ação de um designer movido por um propósito (Dawkins, 2014); as partes, seu arranjo e interdependência foram desenvolvidas

historicamente, seja na evolução da linhagem evolutiva, ou no desenvolvimento do indivíduo, fazendo com que cada organismo tenha identidade própria (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Symons, 2010).

Uma característica marcante dos organismos é a presença de um metabolismo interno, responsável pelas reações bioquímicas, fisiológicas e mecanismos envolvidos na manutenção do seu equilíbrio funcional. O metabolismo se desdobra em uma série de mecanismos capazes de manter o organismo funcionando dentro de condições necessárias para sua existência. Portanto, o metabolismo interno atua de forma a promover a homeostase, necessária para o crescimento, desenvolvimento e reprodução do organismo face às inconstruções do meio externo (Ruiz-Mirazo *et al.*, 2000; Godfrey-Smith, 2016). Pelos processos metabólicos, os organismos se mantêm como um sistema autoproductor e autorreparador, ou autopoietico (Maturana, 2001), tendo como característica básica sua capacidade de automanutenção. Nessa perspectiva, os organismos são objetos que produzem a si mesmos continuamente, utilizando para isso recursos do meio externo; são ao mesmo tempo autônomos (existência individual), porque tem a capacidade de autorregulação, e dependentes, porque necessitam de recursos do meio para manter o metabolismo e a homeostase. A interação com o meio é inevitável e necessária, gerando o fenômeno de acoplamento estrutural: o organismo interage constantemente com o meio externo e é constantemente modificado por este (e vice-versa), fazendo com que o organismo esteja em contínua adaptação frente às mudanças ambientais (Maturana, 2001). Assim, o organismo e o ambiente são causas e efeitos em um processo de coexistência. A estrutura interna de sistemas autoproductores determina o que pode ser utilizado como recurso ou tolerado como perturbação; se houver perda de organização, ou seja, mudanças estruturais nas quais o sistema não

se conserva, o organismo perde sua capacidade de autorregulação, podendo acarretar sua morte. Nesse entendimento, a morte é entendida como a perda da organização autopoietica para além do limite tolerável pelo organismo.

Devemos considerar também a constituição dual do organismo. Para Mayr (1961), o organismo sempre estará vinculado a um sistema dual de causalidade (ver próxima seção). A primeira causa é a estrutura genética, um componente histórico, presente em todo ser vivo, transmitido entre gerações através da reprodução e dos mecanismos de hereditariedade. O código genético armazena um conjunto de instruções que determina o desenvolvimento do organismo, além de reger o funcionamento de processos bioquímicos, celulares, fisiológicos e comportamentais. Ele representa uma série de processos teleonômicos, ou seja, orientados para uma finalidade. O organismo, entretanto, não é determinado apenas pelo genótipo, pois o ambiente afeta a manifestação do fenótipo, seja através dos efeitos das condições do meio sobre os indivíduos, ou através de respostas comportamentais e fisiológicas às variações ambientais. Logo, a segunda causa que determina o organismo é o ambiente, pois as características fenotípicas dos organismos são moldadas pelas interações entre o genótipo e o ambiente – como descrito pelo acoplamento estrutural (Maturana, 2001). Dessa forma, o genótipo representa uma causa determinística na conformação do organismo, pois codifica e estabelece limites na expressão fenotípica, enquanto que a interação com o ambiente representa causa de indeterminismo, uma vez que os organismos estão sujeitos à aleatoriedade do meio.

Seguindo o esquema da Figura 1, o organismo é um fenômeno autorganizado, que emerge a partir da interação de suas próprias partes em níveis hierárquicos inferiores. É um fenômeno hereditário, individualizado, delimitado no tempo e

no espaço, com programação interna específica capaz de manter sua estrutura e organização a partir de mecanismos complexos de autorregulação (*feedbacks*) e automanutenção (autopoiese). O organismo atua como um sistema aberto que capta, processa e dissipa energia e matéria, mantendo contato constante com o meio externo e outros organismos. Isso implica que o organismo, embora mantenha-se dentro de limites organizacionais e estruturais, é um fenômeno em constante mudança, transformado pelo meio ao mesmo tempo que o transforma. Por possuir esses atributos gerais, o organismo se manifesta na forma de crescimento, comportamento, alimentação, reprodução, mobilidade, morte, dentre outros (Figura 1). Seguindo as ideias de von Bertalanffy, tais manifestações são efeitos que emergem de sua natureza específica, as quais poderiam ser deduzidas a partir de um conceito operacionalizado do organismo (Drack e Betz, 2017).

A Individualidade do Organismo

Uma característica fundamental dos organismos vivos é

o fato de cada um ser biologicamente único, apresentando identidade própria no que se refere aos aspectos bioquímicos, genéticos, imunológicos, morfológicos, de desenvolvimento, comportamentais, cognitivos, dentre outros. Para nós, é simples reconhecer a individualidade entre os seres humanos, visto que nenhum nos parece igual ao outro; mas não costumamos pensar que cada mosca (*Musca domestica*) é única – ou qualquer outro ser vivo. Segundo Mayr (1961), a “individualidade biológica” é um atributo básico e universal entre os seres vivos, um fenômeno que caracteriza a unicidade de cada ser – algo ausente no mundo não-vivo, afinal os átomos de um elemento qualquer são idênticos entre si.

Ernst Mayr (1961) propôs a tese da causalidade dual para explicar a constituição, o comportamento e o funcionamento dos organismos. Segundo Mayr, todos os organismos estão sujeitos a dois conjuntos de causas, as quais chamou de próximas e últimas. As causas próximas determinam o fenótipo do organismo ao longo da vida, e emergem da interação do organismo (*i.e.*, genética, morfologia, fisiologia,

comportamento, cognição) com fatores externos do meio. Esse conjunto de causas provoca transformações variacionais no organismo, fazendo com que o fenótipo varie por toda sua existência (Bock, 2017). As causas últimas, por outro lado, referem-se às informações acumuladas no código genético, produzidas por mecanismos evolutivos e seleção natural. São causas herdadas, cujas características foram moldadas nos ancestrais através das gerações, gerando transformações em nível evolutivo (Bock, 2017). Segundo essa tese, todo organismo é um produto histórico, constituído por causas que operaram continuamente no passado, sejam elas na conformação da informação genética (causas últimas), seja na resposta do organismo ao ambiente (causas próximas). Mayr (1961) argumenta que existe alta frequência de processos estocásticos nos dois conjuntos de causas, gerando individualidade no organismo. Nas causas próximas, eventos estocásticos podem intervir a qualquer momento, pois cada organismo é único, assim como cada interação e a sucessão de condições ambientais. Nas causas últimas, durante a meiose na divisão celular, o acaso rege a permutação de bases (*crossing-over*), o movimento de cromossomos, e o aparecimento de mutações. Adiciona-se a isso o próprio processo de evolução por seleção natural, uma longa história que concentra uma série de pressões que os organismos foram submetidos, bem como sua capacidade de deixar descendentes em um ambiente altamente variável. Com isso, a estocasticidade tem efeitos profundos em vários níveis de organização biológica, desde a composição e expressão gênica, passando por processos bioquímicos, até a determinação de padrões de comportamento. A sujeição às duas causas, próximas e últimas, faz com que cada organismo seja único, pois nenhum experimentou a mesma história evolutiva ou experimental a mesma história de vida. Segundo Mayr, esses aspectos, em conjunto



Figura 1. O organismo vivo, ilustrando seus atributos gerais e manifestações resultantes das interações com o meio. Modelo adaptado das ideias de von Bertalanffy (Drack e Betz, 2017).

com a extrema complexidade dos sistemas biológicos e a emergência de fenômenos em níveis elevados de integração, fazem dos organismos seres substancialmente indeterminados (*indeterminacy, sensu* Mayr, 1961).

Apesar da individualidade biológica ter sido tratada por Mayr há mais de 50 anos, o assunto permaneceu substancialmente restrito aos círculos da Filosofia da Biologia (e.g., Lowy, 2003; Longo *et al.*, 2015; Pradeu, 2016; Godfrey-Smith, 2016; Drack e Betz, 2017). O fenômeno não tem sido considerado pelas pesquisas biológicas de rotina, e a própria causalidade dual sofreu resistência por parte dos filósofos (Bock, 2017). Análises recentes, entretanto, têm aproximado o assunto do organismo e de possíveis mecanismos biológicos. Honegger e Bivort (2018) compilaram estudos empíricos que relevam o caráter inevitável da individualidade biológica e da unicidade de cada ser. Os experimentos analisados pelos autores indicam que mesmo quando se controla a variação genotípica e ambiental permanece variação fenotípica significativa não explicada. Esses resultados significam que organismos geneticamente semelhantes, criados no mesmo ambiente, apresentaram variação imprevisível em seus atributos biológicos. Significam também que, mesmo que tenhamos o entendimento completo do código genético de um organismo, bem como de todos os fatores ambientais, haverá respostas e comportamentos inesperados, inexplicáveis ou mesmo intangíveis. Os experimentos de Gartner (1990) também exemplificam muito bem esse fenômeno: ratos com variabilidade genética reduzida, em ambientes controlados, produzem, de maneira consistente, variação em uma série de atributos biológicos. Grande parte da variação (70-80%) no seu peso corporal, por exemplo, não pôde ser explicada por fatores genéticos ou ambientais, sendo atribuída a um terceiro fator desconhecido. Para Honegger e Bivort (2018), as

variações são decorrentes de processos estocásticos em nível molecular e celular que resultam em diferenças estruturais e comportamentais, as quais se tornam relevantes e detectáveis. Esta possibilidade é apoiada por evidências empíricas que avaliam o papel endógeno de alguns genes (ou elementos do circuito neural) que parecem promover a estocasticidade. Quando esses genes (ou elementos do circuito neural) são modificados (ou silenciados), a variabilidade comportamental diminui. Nesse sentido, mecanismos moleculares, além do próprio cérebro, atuam como promotores de individualidade. Considerando o componente cerebral, a não-linearidade no processamento do sistema pode explicar a produção de variabilidade nas repostas, visto que o produto final é sensível às condições iniciais do processo (Brems, 2011).

Existem argumentos teóricos que explicam a universalidade da individualidade, considerando a sua relevância adaptativa aos organismos (Honegger e Bivort, 2018). A hipótese de "economia de genes", por exemplo, assume que a variação não genética pode facilitar a seleção natural e acelerar o processo evolutivo, pois tal variação se adiciona à variação genética, reduzindo assim o número de genes necessários para criar variação fenotípica, adaptação e sobrevivência. Isso, conseqüentemente, reduz o número de gerações necessárias para que os indivíduos e suas novidades se tornem vulneráveis aos efeitos da seleção natural. Outra hipótese é o do *diversified bet-hedging* (ou portfólio diversificado), uma estratégia evolutiva em que um único genótipo produz uma distribuição de fenótipos entre os descendentes, o que aumenta a probabilidade de que pelo menos alguns indivíduos se adaptem às vicissitudes do meio. Outra estratégia, mais conhecida entre os biólogos, é a plasticidade fenotípica, a qual permite ajustes fenotípicos em resposta às variações no meio externo (Borges, 2005). Todas essas formulações implicam

que a seleção natural favorece, em algum nível, a preservação de individualidade nos organismos, pois ela permite que diferentes soluções biológicas apareçam sem a necessidade de mudanças gênicas, aumentando a chance de sobrevivência e reprodução. Nesse caso, a seleção natural, em nível evolutivo, não atuaria necessariamente sobre os efeitos particulares da individualidade (variação fenotípica), já que podem não ter correspondência genética direta; a seleção atuaria sobre a própria individualidade biológica, caso propicie vantagem adaptativa e seja hereditária.

De fato, a seleção natural parece preservar os mecanismos que produzem individualidade no organismo. Segundo Brems (2011), a produção de estocasticidade na constituição e no comportamento animal aumenta o repertório de repostas à um ambiente em constante variação, incluindo cenários de baixa previsibilidade, sendo um traço fundamental para sobrevivência e perpetuação. Isso explicaria sua universalidade nos seres vivos.

Causas da Individualidade

As causas biológicas da individualidade são complexas. Mayr (1961) colocou sua origem na causalidade dual dos organismos vivos (próximas e últimas), que na verdade representam um conglomerado de processos. Sem qualquer pretensão de resolver o assunto,

mas com o intuito de simplificar o problema, nessa seção elaboramos um framework que, acreditamos, ajuda a compreender a emergência e expressão da individualidade nos organismos e sua interação com a Ecologia. O framework é composto por 3 mecanismos: i) estrutura e expressão gênica; ii) experiência, cognição e aprendizagem; e iii) volição (Figura 2), os quais devem contribuir de forma significativa para a singularidade dos organismos. Acreditamos relevante esclarecer alguns aspectos que fazem esses mecanismos promotores de individualidade, haja vista que a variação fenotípica não é a mesma entre os grupos vegetais e animais (Borges, 2005), sugerindo que nem todas estas causas estão presentes em todos os seres vivos.

Estrutura e expressão gênica

O conhecimento do genótipo e dos mecanismos que promovem variabilidade e expressão gênica foram significativamente importantes para o estudo da individualidade biológica. A probabilidade de que dois organismos tenham o mesmo genótipo é muito baixa, embora existam importantes exceções ligadas à mecanismos específicos (e.g., organismos modulares, gêmeos univitelinos, e clones). O genótipo é constituído por genes, fragmentos de DNA capazes de codificar proteínas. Pares de genes localizados em

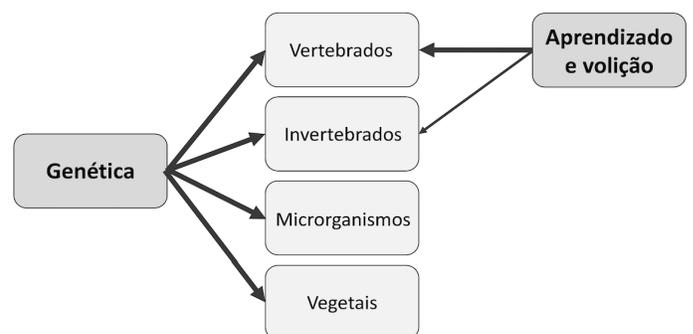


Figura 2. Causas que geram a individualidade biológica, representadas como estrutura genética, aprendizagem e volição. As setas indicam quais grupos de organismos são afetados por cada causa, e a espessura das setas indica sua magnitude.

cromossomos homólogos são denominados de alelos, cuja função é determinar características fenotípicas no organismo. O DNA (eventualmente o RNA) precisa ser copiado e replicado continuamente, como meio de gerar células somáticas e reprodutivas. A cópia é um processo muito conservativo (Dawkins, 2014), mas existem mecanismos que adicionam novidades na composição dos genes, como a segregação independente, a recombinação gênica (*crossing-over*) e a mutação. Esses processos garantem variabilidade genética e contribuem de forma significativa para a individualidade biológica; eles fazem com que organismos gerados tenham constituição genética diferente dos organismos geradores (Hirsch, 1963; Olson, 2012).

O mecanismo de expressão gênica também favorece a emergência de individualidade biológica, especialmente porque o fenótipo nos organismos é resultado da interação genótipo-ambiente (Mameli, 2004). Os organismos respondem às mudanças em seu ambiente continuamente, alterando aspectos de seu fenótipo como desenvolvimento, fisiologia, morfologia ou comportamento, permitindo que reajam às mudanças de condições de maneira a promover a aptidão. Consequentemente, um único genótipo pode gerar um conjunto de fenótipos diferentes, caso este seja submetido a diferentes combinações de condições ambientais. O ambiente é composto por um rico conjunto de componentes abióticos e bióticos: luminosidade, umidade, temperatura, competidores, predadores, parceiros, alimento, dentre muitos outros fenômenos que o organismo interage em vida. Esses fatores determinam características fenotípicas como tamanho do corpo, taxas de crescimento, vitalidade, pigmentação, ciclo reprodutivo dentre outros atributos (Manning, 1979; Callaway *et al.*, 2003). Em muitas características anatômicas e morfológicas, os efeitos ambientais são restritos aos estágios de desenvolvimento precoce, mas em

outras podem atuar por toda a vida (Dukas, 2004). Além disso, variações genéticas podem acarretar diferenças individuais em traços cognitivos como, por exemplo, percepção (visão colorida, gosto, cheiro, audição), aprendizagem, atenção e até em tomadas de decisões (Dukas, 2004). Portanto, além de uma constituição genética única, a interação com o ambiente amplifica a individualidade biológica (Mayr, 1961).

A estrutura genética é intrínseca a todos os seres vivos (microrganismos, vegetais, invertebrados e vertebrados), assim, todos os organismos estão sujeitos aos efeitos da diversidade genética e aos diversos mecanismos que promovem a expressão gênica (Figura 2). Dessa forma, a estrutura genética é uma causa universal de individualidade biológica, garantindo a unicidade de cada ser, mesmo antes dos indivíduos interagirem com o meio externo e experimentarem situações diferenciadas, um processo contínuo que acentua a individualidade (Mayr, 1961; Hirsch, 1963; Honegger e Bivort, 2018).

Experiência, cognição e aprendizagem

Embora o senso-comum entenda os animais como seres instintivos programados pelo código genético, parte relevante do comportamento não é instintiva, sendo construída ao longo da vida pelo processo de aprendizagem (Manning 1979). Muitos organismos são capazes de experimentar o mundo de maneira cognitiva, de modo que a experiência gera aprendizado. O processo de aprendizagem envolve a captação de informação externa, seu processamento e mudança comportamental (Brems, 2011), um processo contínuo e dinâmico que funciona por toda a vida dos organismos cognoscentes.

Os animais desenvolveram diferentes formas de operar a cognição, incluindo processos como estampagem, condicionamento, habituação e entendimento (Manning, 1979). Nisso, a atividade cognitiva e a

capacidade de aprendizagem se apoiam em uma diversidade de órgãos sensoriais e formas de processamento. Os órgãos sensoriais são estruturas que detectam e captam as informações do meio externo, como estímulos luminosos, químicos, mecânicos ou eletromagnéticos, e os animais desenvolveram diferentes estruturas para isso: ocelos, pelos, papilas, olhos, linha lateral, fosseta loreal, ouvido interno, superfícies táteis, dentre muito outros. As formas de processamento, ou funções cognitivas, são responsáveis por internalizar, interpretar, processar e armazenar a informação captada pelos órgãos sensoriais, de modo a gerar significado e ajustar o comportamento. Existe ampla variação das funções cognitivas entre os animais, e elas incluem, por exemplo, memória, percepção, associação, raciocínio, atenção e criatividade (Ranhel, 2011). A consumação de um aprendizado qualquer gera conhecimento no sujeito cognoscente, alterando seu estado cognitivo e aumentando o repertório de repostas comportamentais (Manning, 1979; Dukas, 2004; Ranhel, 2011), de forma a aperfeiçoar o reconhecimento, antecipação, previsão e tomada de decisões.

O resultado do aprendizado dependerá não apenas da capacidade cognitiva do organismo, mas de suas experiências de vida. Cada organismo possui uma história de vida particular, o que resulta na construção individualizada de comportamentos acoplados com a variação ambiental experimentada (Maturana, 2001). A diversidade de situações experimentadas implica em maior repertório de vivências, refletindo, por exemplo, no reconhecimento espacial, no aperfeiçoamento de tarefas motoras, na percepção de estímulos nocivos, na associação de eventos ambientais relacionados à reprodução, alimentação e defesa, além de associar os próprios atos às consequências positivas e negativas. Nessa lógica, diferentes situações experimentadas resultam em aprendizados diversificados, e a bagagem aprendida

interferirá nas próximas experiências. A aprendizagem cria inovações ao repertório comportamental do indivíduo, amplia as diferenças individuais na população, promove a flexibilidade comportamental e contribui para comportamentos eficientes frente a uma situação já experimentada. A aprendizagem, nesse sentido, permite que os organismos adquiram padrões comportamentais mais eficazes, o que possui grande valor adaptativo em nível individual, com efeito positivo no *fitness* (Mameli, 2004; Ranhel, 2011). Logo, a seleção natural deve favorecer o desenvolvimento do aprendizado, como meio de garantir o acoplamento comportamental frente às constantes variações do meio; nesse jogo, a aprendizagem se torna causa muito importante de individualidade biológica.

A capacidade de captar e processar as informações não é a mesma entre os organismos. Existe debate e divergência sobre o aparecimento da cognição nos animais e quais animais apresentam o fenômeno (Godfrey-Smith, 2016), mas a presença de um sistema nervoso que processe informações se apresenta como requisito mínimo. Dessa forma, a cognição não é atributo universal entre os organismos, uma vez que a capacidade de aprendizagem depende de estruturas sensoriais e das funções cognitivas que permitem a percepção, processamento e armazenamento de informações. Nessa linha de raciocínio, a aprendizagem se restringe aos táxons que desenvolveram sistema nervoso, uma visão que inevitavelmente exclui do domínio da aprendizagem organismos não-neurais, como os microrganismos e vegetais (Figura 2). Sendo assim, a maior parte dos animais invertebrados, e todos os vertebrados, possuem a aprendizagem como uma das causas de individualidade biológica, embora essa capacidade seja muito variável entre os grupos (Manning, 1979).

Diferentes mecanismos cognitivos foram bem documentados entre os invertebrados, incluindo habituação, aprendizagem

associativa, reconhecimento espacial, categorização, dentre outras (Manning, 1979; Brembs, 2011; Perry *et al.*, 2013; Perry e Baciadonna, 2017). Vale destacar que os invertebrados compreendem grupos filogeneticamente diversos, com uma enorme variedade de planos corporais, órgãos sensoriais e tipos de sistemas nervosos, desde simples redes nervosas e gânglios (e.g., anelídeos), até complexos sistemas cefálicos centralizados (e.g., moluscos), fazendo com que as habilidades cognitivas, e sua relevância para o comportamento do animal, variem muito entre as espécies. Habilidades cognitivas, e consequentemente de aprendizagem, são potencializadas em animais vertebrados, uma vez que estes desenvolveram aumento, compartimentalização, centralização, e complexidade do cérebro. À medida que o sistema nervoso se desenvolveu, novas habilidades cognitivas foram adicionadas, tais como auto reconhecimento, habilidade numérica, socialização, criatividade, linguagem simbólica, pensamento abstrato, juízo moral, memória episódica, raciocínio lógico e reflexivo, abstração, consciência, dentre outras. Tais habilidades são facilmente reconhecidas na espécie humana, mas muitas são generalizadas entre os vertebrados, embora exista variações das funções cognitivas e seu uso entre as espécies (Manning, 1979; Healy e Jones, 2002; Bekoff, 2004; Devlin, 2005; Laland e Janik, 2006; Prieur *et al.*, 2020). Por essa riqueza de habilidades, a aprendizagem deve atuar como fonte fundamental de individualidade, mas deve exercer maior influência em animais vertebrados do que em invertebrados (Figura 2).

Os vegetais aparentemente não têm habilidades cognitivas, mas é importante enfatizar que nos últimos anos houve crescente debate sobre a ideia de "neurobiologia vegetal", com a indicação de que as plantas recebem sinais e se comunicam por processos alternativos (Borges, 2005). As pesquisas que apoiam essa linha sugerem

que pelos menos algumas plantas possuem uma forma rudimentar de aprendizagem, como, por exemplo, a habituação da dormideira *Mimosa pudica* ao toque repetido (Gagliano *et al.*, 2014). Mais estudos são necessários para validar essas hipóteses; de toda forma, a cognição nas plantas, se existir, deve ter um papel modesto se comparado com sua função nos invertebrados e vertebrados.

Volição

A volição, termo utilizado para significar “vontade” ou “livre-arbítrio”, está relacionado à capacidade de escolha ou tomada de decisão espontânea pelo organismo (Brembs, 2011). Representa a decisão individual por iniciar qualquer tipo de comportamento, seja fuga, ataque ou inação. A volição é um fenômeno bem reconhecido em humanos, mas amplamente negligenciado na esfera animal, principalmente por ser considerada de caráter teológico e metafísico ou, na melhor das hipóteses, como uma característica restrita aos humanos e alguns vertebrados complexos. No entanto, é crescente a compreensão de que a volição é um traço natural dos organismos, presente inclusive em seres cognitivamente mais simples, como os invertebrados (Brembs, 2011). Além disso, estudos em neurociência têm ampliado a compreensão da base biológica da volição (Heisenberg, 2009), revelando que o comportamento animal não pode ser reduzido a um jogo de respostas pré-existentes. Nessa lógica, a volição permite que os organismos ajam de forma espontânea, sendo suas ações tomadas como livre escolha à luz dos seus objetivos, motivações, ou valores. Uma vez que a volição proporciona ações espontâneas, esse mecanismo deve representar relevante fonte de variabilidade comportamental estocástica, criando padrões complexos de individualidade biológica.

Brembs (2011) considera a volição como traço cognitivo, relacionado à tomada de

decisão com base em cálculos cerebrais complexos. Nesse sentido, aprendizagem e volição são facetas diferentes do mesmo conjunto integrado de mecanismos cognitivos. Por isso, a volição é um fenômeno restrito aos organismos que possuem sistema nervoso, como animais invertebrados e vertebrados, especialmente os últimos, visto que detêm funções cognitivas e estruturas neuronais mais complexas, além de terem desenvolvido a função cognitiva da planificação e consciência (Ribas, 2006). A volição deve contribuir de maneira decisiva para a variabilidade comportamental de difícil previsão, mesmo em situações em que os organismos tenham código genético semelhante e tenham aprendido as mesmas coisas ao longo da vida. Além disso, o fenômeno deve ter significado adaptativo, pois gera novidades comportamentais em um ambiente em constante variação (Brembs, 2011).

Intersecção com a Ecologia

É notório que a Ecologia se desenvolveu em um contexto que não considera, implícita ou explicitamente, a natureza do organismo e sua individualidade nos moldes discutidos aqui. O assunto não fez parte da história dessa ciência, e está largamente ausente da pesquisa de rotina. Os ecólogos não ponderam sobre o assunto quando analisam a distribuição e interação das espécies, dinâmica populacional, padrões de diversidade ou aspectos biológicos (e.g., alimentação, reprodução). Embora o ecólogo seja treinado a identificar padrões na natureza, e esteja habituado a lidar com variabilidade (Hansson, 2003), qualquer variação residual é atribuída a fatores não medidos, limitação experimental ou complexidade do sistema – múltiplas causas e não-linearidade. Esse pensamento, *modus operandi* do ecólogo, é facilmente observado em estudos de modelagem, em que sustentamos a ingênua expectativa de que a mensuração de todos os fatores

envolvidos construirá um modelo sem variação residual. Não há a consideração de que a individualidade natural dos organismos é um mecanismo omnipresente e inevitável, suficiente para afetar as interações entre os organismos e o ambiente. Por isso, o fenômeno tem recebido pouco interesse especulativo, teórico e empírico (Bolnick *et al.*, 2003; Réale *et al.*, 2007).

O pensamento fisicalista aplicado às ciências biológicas, com seu próprio delineamento filosófico, parece explicar o eclipse do organismo e de sua individualidade nas teorias biológicas (Mayr, 2004; Bock, 2017). Para a Ecologia, o conceito de nicho ecológico pode ter contribuído na obliteração da individualidade. O conceito é um dos mais importantes para a Ecologia, pois estabelece uma visão de mundo e unifica todas as vertentes, escalas e níveis de organização (Tilman, 2004). Entretanto, o nicho é entendido como uma descrição funcional da espécie, e postula que os indivíduos de uma espécie compartilham atributos e se comportam de maneira semelhante com relação à tolerância abiótica, uso de habitats, alimentação, defesa, dispersão, dentre outros; nisso, os organismos são entendidos como unidades equivalentes dentro de um grupo (Bolnick *et al.*, 2011). Esse pensamento se sustenta desde os primórdios da Ecologia e, atualmente, é muito bem representado na consagrada abordagem da ecologia funcional (e.g., Keddy, 1992), onde *functional traits* são atribuídos às espécies sem levar em consideração qualquer variação individual. O mesmo acontece quando pensamos sobre o papel das espécies no ecossistema (funções ecossistêmicas) ou sua importância para a humanidade (serviços ecossistêmicos). Todas essas simplificações (*i.e.*, espécie, nicho, *traits*) são compreensíveis na medida que permitem a análise de objetos complexos, mas fazem com que o comportamento individual do organismo não seja apreciado.

Nesse sentido, é necessária uma mudança de postura e de entendimento sobre como os organismos funcionam e seu papel na estrutura e dinâmica dos sistemas ecológicos. Os efeitos da variação genética (e.g., Zhu *et al.*, 2000; Crutsinger *et al.*, 2006; Hughes *et al.*, 2008) ou aprendizado (e.g., Vásquez *et al.*, 2006; Yeakel *et al.*, 2009; Shaw, 2020), por exemplo, são reconhecidos, mas estamos muito longe de encaixar a individualidade na pesquisa de rotina ou mesmo na interpretação dos resultados. Existem abordagens atuais que se aproximam do assunto, porém estas se concentram no estudo da variabilidade intra-populacional e seus efeitos. O estudo das síndromes comportamentais e da personalidade em animais, por exemplo, considera variações entre os organismos e reconhece a existência de padrões comportamentais com efeitos distintos sobre as interações ecológicas (Réale *et al.*, 2007; Bourne e Sammons, 2008; Collins *et al.*, 2019; Mathot *et al.*, 2019). O conceito de especialização de nicho (Bolnick *et al.*, 2003; 2011) talvez seja a abordagem moderna que mais explicitamente considera o indivíduo. Nesse caso, o nicho é entendido como uma manifestação individual, visto que indivíduos se especializam em recursos específicos e, assim, geram variação intra-populacional. Bolnick *et al.* (2003) reportam especialização individual em quase uma centena de espécies, enquanto que Bolnick *et al.* (2011) identificaram uma série de mecanismos pelos quais a variação intraespecífica tem relevância para a ecologia, evolução ou conservação. Além dessas perspectivas, existem abordagens que consideram o próprio indivíduo (e.g., modelagem *individual-based*; DeAngelis e Mooij, 2005), ou que desconsideram o nicho por completo (i.e., teoria neutra; Hubbell, 2005), pelo reconhecimento de que a variação intraespecífica é enorme, por vezes tão ampla quanto a interespecífica. As abordagens citadas,

entretanto, não evocam explicitamente a natureza do indivíduo e sua individualidade como princípio, mas se motivam pela existência de variação intra-populacional; a própria teoria neutra conclui que as diferenças individuais, por serem enormes, devem ser desconsideradas (equivalência funcional). Simplificações podem ser justificadas por razões pragmáticas e operacionais, mas elas não frustram a necessidade por desenvolvimento teórico, empírico e metodológico direcionado ao assunto, de forma a conhecer melhor o impacto ecológico da individualidade do organismo e como ela se expressa entre os grupos taxonômicos.

Portanto, o conhecimento atual, embora ainda pouco desenvolvido, indica que o organismo e sua individualidade afetam os padrões ecológicos (e.g., Réale *et al.*, 2007; Duffy, 2010; Bolnick *et al.*, 2011; Shaw, 2020), mas é impossível antever todas as implicações desse fenômeno para a Ecologia. O exemplo de Charles Darwin é muito ilustrativo, visto que a teoria de evolução por seleção natural, a mais importante da Biologia moderna, foi construída sobre o entendimento de que a natureza seleciona indivíduos, os quais diferem entre si. Darwin obviamente não rejeitou o conceito de espécie para tratar a diversidade orgânica, mas teve de colocar o organismo e sua individualidade como protagonistas para que o mecanismo de seleção natural fizesse sentido. Nisso, introduziu o pensamento populacional na Biologia, onde postulou que as populações são constituídas por organismos singularmente diferentes, um material rico e fértil onde atua a seleção natural (Mayr, 2004). Fica claro que a tese evolutiva, mesmo que trate da criação das espécies, foi bem-sucedida porque apreciou o organismo individual como protagonista dos processos biológicos. Implicações profundas como essa podem aparecer também na intersecção entre individualidade e ecologia. A

causalidade dual, ou o encadeamento das causas aqui elencadas (estrutura genética, aprendizagem e volição), fortalecem a lógica da indeterminação, um modelo já defendido para explicar os processos biológicos (Mayr, 1961), o qual coloca limitações na aplicação do pensamento determinista na Biologia (Mayr 1996; Brems, 2011). Nesse sentido, mecanismos ecológicos, em seus diferentes níveis organizacionais e escalas, operariam em um sistema causal diferente, regido pela indeterminação, probabilidade e hereditariedade (Simberloff, 1980; Hansson, 2003), sem relação absoluta e pré-determinada entre causas e efeitos (e.g., Langmuir, 1943). Esse entendimento reforça a ideia de que as ciências biológicas, nos seus aspectos epistemológicos, apresentam diferenças importantes quando comparadas às ciências físicas e exatas, apoiadas na causalidade simples do modelo mecanicista (Lowy, 2004; Bock, 2017). Nessa perspectiva, sistemas ecológicos seriam regidos por relações causais simples (i.e., domínio molecular) e complexas (i.e., organismos e níveis superiores), sendo as últimas mais importantes, pois representam um sinergismo de causas que cria uma complexa rede multicausal, provocando fenômenos inesperados a partir da individualidade dos organismos.

Conclusão

O objetivo dessa revisão foi aproximar o assunto dos ecólogos, de modo a convidá-los a uma reflexão e, talvez, a uma mudança de pensamento pela incorporação do organismo e sua individualidade nas pesquisas, teorias e interpretações sobre o mundo natural. Os organismos são unidades basais na Ecologia, no sentido de que padrões em nível de populações, comunidades e ecossistemas emergem das interações, respostas e comportamentos dos organismos individuais. Estes possuem a individualidade biológica como

característica universal, assegurada por uma pluralidade de causas, as quais fazem com que os organismos apresentem variações em diversos aspectos, construindo fenótipos em constante mudança. Logo, a individualidade e suas consequências imbricam inevitavelmente com padrões e processos ecológicos, embora os ecólogos não estejam muito conscientes desse fenômeno.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Tocantins (FAPT - EDITAL PDPG-FAP-2020) forneceu apoio financeiro com os custos de publicação.

O presente trabalho se originou a partir de dois trabalhos precedentes, sendo uma qualificação de doutorado (“Henry A. Gleason rumo a uma filosofia para a ecologia”, defendida por Fernando M. Pelicice em 2006 pela Universidade Estadual de Maringá) e uma dissertação de mestrado (“Organismo e individualidade biológica: origens, causas e implicações ecológicas”, defendida por Lidiane A. C. Uhlmann em 2019 pela Universidade Federal do Tocantins). Os autores agradecem ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação (PPGBEC) e à Universidade Federal do Tocantins (UFT) por proporcionarem as condições necessárias para a condução desse trabalho. Agradecem também aos docentes Etienne Fabbrin Pires (UFT) e Rafael José Oliveira (UFT) pela revisão e comentários. Durante a elaboração desse trabalho, Lidiane A. C. Uhlmann recebeu bolsa Capes e Fernando M. Pelicice recebeu bolsa de produtividade CNPq.

REFERÊNCIAS

Allen GA (2005) Mechanism, vitalism and organicism in late nineteenth and twentieth-century biology: the importance of historical context. *Studies in History and Philosophy of Biological*

- and *Biomedical Sciences* 36: 261–283. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2005.03.003>
- Araújo SM, Bolnick D, Layman AC (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14: 948–958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Aristóteles (2011) *Da alma (De anima)*. Edipro. São Paulo, Brasil. 143 pp.
- Bekoff M (2004) Wild justice and fair play: cooperation, forgiveness, and morality in animals. *Biology and Philosophy* 19: 489–520. <https://doi.org/10.1007/sBIPH-004-0539-x>
- Bock JW (2017) Dual causality and the autonomy of Biology. *Acta Biotheoretica* 65: 63–79. <https://doi.org/10.1007/s10441-016-9303-2>
- Bolnick ID, Svanback R, Fordyce AJ, Yang HL, Davis MJ, Hulsey DC, Forister LM (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1–28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Bolnick ID, Amarasekare P, Araújo M, Burger R, Levines MJ, Novak M, Rudolf WHV, Schreiber JS, Urban CM, Vasseur AD (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Borges MR (2005) Do plants and animals differ in phenotypic plasticity? *Journal of Biosciences* 30: 41–50. <https://doi.org/10.1007/BF02705149>
- Brembs B (2011) Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. *Proceedings of the Royal Society* 278: 930–939. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2325>
- Bourne GR, Sammons AJ (2008) Boldness, aggression and exploration: evidence for a behavioural syndrome in male pentamorphic livebearing fish, *Poecilia parae*. *AAFL Bioflux* 1: 39–49.
- Callaway MR, Pennings CS, Richards LC (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84: 115–1128. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1115:PPAIAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1115:PPAIAP]2.0.CO;2)
- Collins SM, Hatch AS, Elliott KH, Jacobs SR (2019) Boldness, mate choice and reproductive success in *Rissa tridactyla*. *Animal Behaviour* 154: 6–74. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.007>
- Crutsinger MG, Collins DM, Fordyce AJ, Gompert Z, Nice CC, Sanders JN (2006) Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313: 966–968. <https://doi.org/10.1126/science.1128326>
- Dawkins R (2014) *O relojero cego. Companhia das Letras*. São Paulo, Brasil. 488 pp.
- DeAngelis DL, Mooij WM (2005) Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics* 36: 147–168. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152644>
- Del Solar RG, Marone L (2001) The “Freezing” of Science: consequences of the dogmatic teaching of Ecology. *Bioscience* 51: 683–686.
- Devlin J (2005) *O instinto matemático*. Editora Record. Rio de Janeiro, Brasil. 270 pp.
- Drack M, Betz O (2017) The basis of theory building in biology lies in the organism concept: a historical perspective on the shoulders of three giants. *Journal of Biological Sciences* 1: 69–81. https://doi.org/10.13133/2532-5876_2.11
- Duffy AM (2010) Ecological consequences of intraspecific variation in lake *Daphnia*. *Freshwater Biology* 55: 995–1004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02336.x>
- Dukas R (2004) Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 347–74. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Farji-Brener AG (2020) ¿18 años no es nada? Em nueva revisión del uso correcto, parcial e incorrecto de los términos ‘hipótesis’ y ‘predicciones’ em ecología. *Ecología Austral* 30: 393–400. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.3.0.1129>
- Gagliano M, Renton M, Depczynski M, Mancuso S (2014) Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia* 175: 63–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>
- Gartner K (1990) A third component causing random variability beside environment and genotype. A reason for the limited success of a 30 year long effort to standardize laboratory animals? *Laboratory Animals* 24: 71–77. <https://doi.org/10.1258/002367790780890347>
- Gleason HA (1917) The structure and development of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44: 463–481. <https://doi.org/10.2307/2479596>
- Godfrey-Smith P (2016) Individuality, subjectivity, and minimal cognition. *Biology and Philosophy* 31: 775–796. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9543-1>
- Hansson L (2003) Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? *Oikos* 100: 624–627. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2003.12.079>
- Healy SD, Jones CM (2002) Animal learning and memory: an integration of cognition and ecology. *Zoology* 105: 321–327. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00071>
- Heisenberg M (2009) Is free will an illusion? *Nature* 459: 164–165. <https://doi.org/10.1038/459164a>
- Hirsch J (1963) Behavior genetics and individuality understood. *Science* 142: 1436–1442. <https://doi.org/10.1126/science.142.3598.1436>
- Honegger K, Bivort B (2018) Stochasticity, individuality and behavior. *Current Biology* 28: 8–12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.058>
- Hubbell S (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-8463.2005.00965.x>
- Hugles RA, Inouye DB, Johnson TJM, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11: 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- Keddy PA (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6: 621–626. <https://doi.org/10.2307/2389954>
- Laland NK, Janik MV (2006) The animal cultures debate. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 542–547. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.005>
- Langmuir I (1943) Science, common sense and decency. *Science* 97: 1–7. <https://doi.org/10.1126/science.97.2505.1>
- Longo G, Montévil M, Sonnenschein C, Soto MA (2015) In search of principles for a Theory of Organisms. *Journal of Biosciences* 40: 955–968. <https://doi.org/10.1007/s12038-015-9574-9>
- Lowy I (2003) On guinea pigs, dogs and men: Anaphylaxis and the study of biological individuality. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34: 399–423. [https://doi.org/10.1016/S1369-8486\(03\)00053-0](https://doi.org/10.1016/S1369-8486(03)00053-0)
- Lowy I (2004) Introduction: Ludwik Fleck’s epistemology of medicine and biomedical sciences. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 35: 437–445. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2004.06.005>
- Mameli M (2004) Nongenetic selection and nongenetic inheritance. *British Journal for the Philosophy of Science* 55: 35–71. <https://doi.org/10.1093/bjps/55.1.35>
- Manning A (1979) *Introdução ao comportamento animal*. Livros Técnicos e Científicos S.A. Rio de Janeiro, Brasil. 354 pp.
- Mathot KJ, Dingemanse NJ, Nakagawa S (2019) The covariance between metabolic rate and behaviour varies across behaviours and thermal types: meta-analytic insights. *Biological Reviews* 94: 1056–1074. <https://doi.org/10.1111/brv.12491>
- Maturana H (2001) *Cognição, ciência e vida cotidiana*. Ed. UFMG. Belo Horizonte, Brasil. 203 pp.
- Mayr E (1961) Cause and effect in Biology. *Science* 134: 1501–1506. <https://doi.org/10.1126/science.134.3489.1501>
- Mayr E (1996) The autonomy of Biology: The position of Biology among the Sciences. *The Quarterly Review of Biology* 71: 97–106. <http://www.jstor.org/stable/3037832>
- Mayr E (2004) *Biologia, ciência única*. Companhia das Letras. São Paulo, Brasil. 266 pp.
- Olson MV (2012) Human Genetic Individuality. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 13: 1–27. <https://doi.org/10.1146/annurev-genom-090711-163825>
- Perry JC, Barron BA, Cheng K (2013) Invertebrate learning and cognition: Relating phenomena to neural substrate. *Wiley Interdisciplinary Reviews Cognitive Science* 4: 561–582. <https://doi.org/10.1002/wics.1248>
- Perry JC, Baciadonna, L (2017) Studying emotion in invertebrates: what has been done, what can be measured and what they can provide. *Journal of Experimental Biology* 220: 1–12. <https://doi.org/10.1093/jeb/rwz001>

- 3856–3868. <https://doi.org/10.1242/jeb.151308>
- Polanyi M (1968) Life's Irreducible Structure. *Science* 160: 1308–1312. <https://doi.org/10.1126/science.160.3834.1308>
- Pradeu T (2016) Organisms or biological individuals? Combining physiological and evolutionary individuality. *Biology & Philosophy* 31: 797–817. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9551-1>
- Prieur J, Barbu S, Blois-Heulin C, Lemasson A (2020) The origins of gestures and language: history, current advances and proposed theories. *Biological Reviews* 95: 531–554. <https://doi.org/10.1111/brv.12576>
- Ranhel J (2011) Principios para procesos cognitivos. *Revista Digital de Tecnologías Cognitivas* 5: 30–68.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and Evolution. *Biological Reviews* 82: 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.0010.x>
- Ribas CG (2006) Considerações sobre a evolução filogenética do sistema nervoso, o comportamento e a emergência da consciência. *Revista Brasileira de Psiquiatria* 28: 326–338. <https://doi.org/10.1590/S1516-44462006000400015>
- Ruiz-Mirazo K, Etxeberria A, Moreno A, Ibáñez J (2000) Organisms and their place in biology. *Theory in Biosciences* 119: 209–233. <https://doi.org/10.1007/s12064-000-0017-1>
- Shaw AK (2020) Causes and consequences of individual variation in animal movement. *Movement Ecology* 8: 1–12. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-0197-x>
- Simberloff D (1980) A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. In: Saarinen E (Ed.). *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel. Dordrecht, p. 63-99.
- Symons J (2010) The Individuality of artifacts and organisms. *History and Philosophy of the Life Sciences* 32: 233–246. <https://www.jstor.org/stable/23335073>
- Vasquez AR, Grossi B, Marquez IN (2006) On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos* 112: 298–310.
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 10854–10861. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101>
- Yeakel JD, Patterson BD, Fox-Dobbs K, Okumura MM, Cerling TE, Moore JW, Koch PL, Dominy NJ (2009) Cooperation and individuality among man-eating lions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19040–19043. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905309106>
- Zhu Y, Chen H, Fan J, Wang Y, Li Y, Chen J, Fan J, Yang S, Hu L, Leung H, Mew WT, Teng SP, Wang Z, Mundt CC (2000) Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406: 718–722. <https://doi.org/10.1038/35021046>