

A aparecer em *Episteme*

**Teorias e Modelos em Genética de Populações:
Um exemplo do uso do Método Axiomático em Biologia¹**

**Models and Theories in Population Genetics:
an Example of the Use of the Axiomatic Method in Biology**

João Carlos Marques Magalhães
Departamento de Genética, UFPR

Décio Krause
Departamento de Filosofia, UFSC

Membros do *Grupo de Lógica e Fundamentos da Ciência* --CNPq

¹ Dedicamos este artigo à memória do amigo e mestre Prof. Newton Freire-Maia (1918-2003) que, pelo exemplo e amizade demonstrada, muito influenciou ambos os autores.

Teorias e Modelos em Genética de Populações: Um exemplo do uso do Método Axiomático em Biologia

Resumo

A investigação de um domínio amplo da realidade, como a evolução dos seres vivos, pode dar origem a diferentes 'teorias', cada uma consoante com uma particular perspectiva que se considere. Para que se proceda a uma análise detalhada dos pressupostos e conceitos que baseiam uma determinada visão, o método axiomático parece ser a melhor das opções. Neste artigo, são discutidas algumas teorias da biologia evolutiva de um ponto de vista axiomático, mostrando-se de que forma se pode apresentar um 'predicado de Suppes' para a teoria sintética da evolução, como detalhado em outro local (MAGALHÃES e KRAUSE, 2001). Esta formulação é utilizada, dentre outras coisas, para se discutir a noção de aptidão darwiniana, bem como para explorar as relações entre a teoria darwiniana da seleção natural e a genética de populações.

Theories and Models in Population Genetics: an Example of the use of the Axiomatic Method in Biology

Abstract

The investigation of a wide field of knowledge, as evolution of living beings, may originate different 'theories', each one acting as a particular perspective we have about the domain. In order to proceed a philosophical analysis of the underlying assumptions of a particular view, it seems that the use of the axiomatic method is still the better way. Here, we discuss some theories of evolutionary biology from an axiomatic point of view, by means of a Suppes predicate for the synthetic theory of evolution, already detailed in MAGALHÃES & KRAUSE (2001). This formulation is here used, among other things, to deal with the concept of Darwinian fitness, so as to explore the relationships between Darwinian theory and population genetics.

Palavras-chave: Filosofia da Biologia; Epistemologia da Biologia; Teoria da Evolução.

Key-words: Philosophy of Biology; Epistemology of Biology; Evolutionary Theory.

Introdução

O campo do conhecimento que usualmente se denomina de *teoria da evolução*, tal como aparece nos livros acadêmicos, é um vasto domínio do conhecimento que tem múltiplas facetas, envolvendo um conjunto vasto de preceitos, explicações etc., que tratamos pelo que comumente chamamos de “teorias”, as quais sumarizam os diferentes modos, ou perspectivas, pelos quais nos aproximamos desse domínio. Essas ‘teorias’ têm em comum o seu objeto: as transformações dos seres vivos ao longo do tempo. As diferentes disciplinas evolutivas, como genética de populações, ecologia teórica, sistemática, biogeografia, morfologia e embriologia comparadas, compreendem exemplos do que podemos chamar de *teorias*, no sentido acima, e abordam estas

transformações a partir de diferentes pontos de vista, métodos e objetivos. Cada uma delas, por sua vez, comporta, ou supõe, diversas outras ‘teorias’, algumas de grande generalidade, outras mais específicas. Esses construtos, por sua vez, valem-se de recursos teóricos, que são utilizados para se investigar sistemas biológicos, tomados eles próprios como modelos (no sentido informal) da *teoria* considerada. Assim, para efeitos de maior precisão terminológica, talvez seja melhor dizer que as aproximações informais, feitas na linguagem usual, eventualmente suplementada com conceitos específicos da matemática, da física, da química e da biologia (e eventualmente de outras áreas), devam ser qualificadas como *teorias informais* (alguns preferem dizer *prototeorias* ou *quase-teorias*). As *teorias* propriamente ditas seriam as versões axiomáticas (ou formalizadas) desses construtos, nas quais se pode indicar de forma precisa quais são seus conceitos primitivos (se há algum), sua linguagem, sua lógica subjacente (se há uma), e assim por diante. No entanto, devido ao uso comum desses termos, continuaremos a chamar de *teoria* idistintamente a versão informal de um determinado campo do conhecimento, bem como à sua (na verdade, a uma de suas) abordagens axiomáticas ou formais. O contexto e o bom senso permitirão que o leitor faça a devida distinção, de forma que não precisamos discorrer mais sobre questões de terminologia.

Admitindo então que temos uma teoria de certo domínio, como saber se algo é de fato um ‘modelo’ desta teoria? Como investigar as relações entre diferentes teorias, ou entre seus modelos, de modo a compreender a estrutura do pensamento evolutivo como um todo? Isso nos leva a considerar o sentido das palavras “teoria” e “modelo”, tal como empregadas acima.

O estudo de um campo do conhecimento como o acima exemplificado, vasto e com contornos não bem definidos, admite então diferentes abordagens, podendo ser visto de diferentes perspectivas. Como resultado disso, dependendo dos pressupostos assumidos pelo cientista na elaboração de suas “teorias”, e dependendo do que focalize, não se descarta que possam ocorrer elaborações teóricas as mais diversas acerca de certo domínio, que em particular podem estar baseadas em pressupostos bem diversos. Assim, pelo menos em princípio, pode-se supor que tais “teorias” de um determinado domínio do conhecimento podem ser até mesmo incompatíveis entre si, ou pelo menos serem de difícil integração. Um exemplo disto é a dificuldade de compreender as relações entre a genética clássica e a genética molecular, que tratam, por assim dizer, do mesmo assunto sob óticas (ou ‘perspectivas’, no sentido em que estamos pretendendo empregar esse termo)² distintas. Diversas tentativas por parte de filósofos da ciência de proceder a redução teórica entre elas não resultaram em avanços significativos. Isto, no entanto não impede que conceitos de ambas sejam utilizados indistintamente no contexto informal, uma vez que a questão da redução de uma teoria a outra sempre envolve uma série de fatores, como por exemplo: a necessidade das teorias estarem formuladas adequadamente (digamos, axiomatizadas), e que se especifique precisamente o que quer dizer ‘redução’, dentre outras coisas. Talvez essa ‘redução’ seja meramente uma utopia, e devemos aceitar uma visão pluralista da ciência, como por exemplo, a de que um campo vasto do conhecimento, como a evolução, admite várias abordagens que não necessariamente precisam ser compatibilizadas. Este ponto, no entanto, não será explorado neste artigo (ver COSTA et al., a aparecer, inclusive para fixação da terminologia).

Por questões como essas é que a informalidade torna-se algo bastante característico das disciplinas das ciências empíricas; alguém que pretendesse raciocinar de modo rigoroso,

² Tomado de Ortega y Gasset, ainda que ele empregue o termo de modo distinto: “o ser definitivo do mundo não é matéria nem alma, não é coisa alguma determinada, mas uma perspectiva” (citado por Julián Marias, *História da Filosofia*, S.Paulo, Martins Fontes, 2004, p.501).

procurando encadear raciocínios, procurando definições precisas dos conceitos a serem utilizados etc., e que pela primeira vez tivesse contato com textos de biologia, ficaria espantado tanto com a riqueza empírica desta área quanto com a quantidade de contradições, lacunas e imprecisões que encontraria na apresentação usual das suas teorias. Como dito, este quadro não é uma característica exclusiva da biologia, sendo o que normalmente se observa nos mais diversos ramos das ciências empíricas e humanas.

As teorias das ciências naturais são via de regra formuladas originalmente de modo informal, em grande medida a partir da *intuição* dos cientistas, além de suas experiências e conhecimentos anteriores, isto é, do modo como eles concebem a natureza e o próprio trabalho científico. O objetivo principal parece ser, pelo menos em princípio, o de resolver problemas, completar lacunas e explorar novos horizontes, visando ampliar as fronteiras do conhecimento. Dito, de modo simplificado, bastaria que as teorias funcionassem, dentro dos limites para os quais foram propostas. A preocupação com o rigor formal raramente é importante na etapa de “desbravamento”, e talvez seja mesmo desaconselhável, exceto se estiver confinado a certas áreas da matemática ou da lógica.

Em um outro pólo, igualmente importante, está o trabalho metateórico, isto é, na análise das próprias teorias. Não estamos falando, entretanto, do campo tipicamente filosófico de considerações metafísicas gerais acerca do conhecimento científico. Trata-se aqui da investigação das bases conceituais, lógicas e metodológicas em que se assentam teorias científicas particulares, inclusive teorias da biologia. Este é um campo de interesse tanto do filósofo quanto do cientista teórico, podendo eventualmente apresentar conseqüências importantes para a atividade experimental. Isto pode ocorrer quando o próprio avanço do conhecimento faz com que aumente a confusão conceitual, levando alguns teóricos a proporem novas formas de organizar este conhecimento.

Esta investigação nos remete a questões filosóficas sobre a *concepção de ciência* que adotamos e a questões metodológicas acerca do modo como iremos conduzir o estudo das teorias que tomamos por objeto. Responder à pergunta “o que é a teoria evolutiva hoje?” não é tarefa simples, pois depende de escolhas. Diferentes autores podem apresentar as mais diversas abordagens (ou perspectivas) ao problema, que fica assim eivado de subjetividade.

Neste artigo, iremos examinar alguns aspectos metateóricos acerca da genética de populações, em particular sua relação com a teoria darwiniana da seleção natural, com a única pretensão de apontar como a análise lógica e estrutural pode contribuir para o esclarecimento de alguns dos conceitos e métodos utilizados pelos cientistas da área, em particular o conceito de “aptidão darwiniana” (*fitness*). Deste modo, nossa contribuição visa auxiliar a entender em que medida o método axiomático pode ser útil mesmo para o cientista ‘aplicado’. Antes, porém, é conveniente situarmos nossa abordagem dentro do amplo campo da filosofia da ciência.

Duas concepções acerca da axiomatização das teorias científicas

Segundo a visão tradicional das teorias da ciência, também chamada concepção herdada (*Received View*), uma teoria é, falando por alto, um cálculo axiomático ao qual é dada uma interpretação observacional parcial por meio das chamadas regras de correspondência, ou seja,

uma teoria é uma entidade lógico-lingüística.³ Se fossemos explicitar a lógica subjacente a uma dada teoria sob esta ótica, via de regra ela seria a lógica usual de primeira ordem (SUPPE, 1977).

A maioria dos filósofos da ciência não aceita mais a concepção esboçada acima por razões que vão desde as limitações que estabelece face à restrição desejada de se ficar unicamente em nível de lógica de primeira ordem, quando a maioria das teorias científicas requer mais do que isso, seja simplesmente porque outras e melhores alternativas surgiram (cf. SUPPE, 1977). Isto se aplica em particular à distinção apregoada pela *Received View* entre *termos teóricos* e *termos observacionais*, que parece não ter mais sentido hoje em dia, assim como a grande dificuldade que há em se precisar, no sentido da moderna teoria dos modelos, em que consistem as essenciais “regras de correspondência”. Como foi salientado por SUPPES (1967), estas regras não estabelecem semântica sensata (do ponto de vista da teoria dos modelos) para o formalismo criado.

Segundo SUPPES (1975) e outros, a questão fica mais bem colocada quando se pensa não em termos da descrição sintática das teorias, mas em termos de seus *modelos*. Dito de modo breve, uma teoria é então identificada com a classe de seus modelos.

Na concepção tradicional, para reconhecermos se algo é modelo de uma teoria científica, tal teoria deve primeiramente receber uma formulação lógico-lingüística particular. Neste caso, um modelo é um conjunto de objetos e relações que satisfaz os axiomas de tal teoria. Ainda de acordo com SUPPES (1975), esta abordagem não é prática e nem suficiente para caracterização das teorias científicas contemporâneas, as quais seriam dinâmicas e complexas demais para serem formalizadas de acordo com regras tão estritas. Observe-se que no contexto científico informal, o termo modelo é utilizado para designar a representação de um sistema por outro, supostamente similar. Isto é, o conceito é utilizado de modo muito menos rigoroso, necessitando-se, portanto, métodos apropriados, tanto para caracterizar uma classe de modelos (isto é, a própria *teoria*) quanto para saber se um sistema qualquer pertence ou não a tal classe (isto é, se é modelo da teoria em questão).

A ênfase na noção de modelo caracteriza a *concepção semântica* das teorias científicas. Esta vertente filosófica, de grande importância na filosofia da ciência atual, comporta diversas abordagens quanto aos procedimentos para caracterizar a classe de modelos a que se refere uma teoria particular, como a vertente devida a VAN FRAASSEN (1980).

A concepção semântica também permite a investigação de relações interteóricas. Sejam estas relações do tipo redução, substituição ou outras, são relações entre classes de modelos, sendo passíveis de serem estudadas objetivamente, desde que estas classes de modelos estejam bem caracterizadas, o que se pode fazer por meio da explicitação do seu ‘predicado de Suppes’, que *grosso modo* trata-se de uma fórmula da linguagem da teoria de conjuntos que resume a contraparte axiomática da teoria considerada (para uma introdução, ver Krause 2002, ver também da COSTA, 1999 e, para mais detalhes, da COSTA e FRENCH, 2003).

Como exemplo de teoria axiomatizada desta maneira, pensemos na ‘teoria da paternidade humana’ (SUPPES, 1977). A teoria fundamenta-se sobre a hipótese de que há um conjunto S cujos elementos são chamados de seres humanos, um subconjunto V de S , dos seres humanos vivos no momento, de um subconjunto H de S dos seres humanos masculinos e uma relação binária P de paternidade, isto é, escrevemos xPy para dizer que x é pai de y . Temos então a seguinte definição:

³ Uma excelente exposição dessa abordagem encontra-se em SUPPE, 1977. Ver também da COSTA & FRENCH, 2003, Cap. 2.

Definição: Uma estrutura $U = \langle S, V, H, P \rangle$ é uma estrutura de paternidade humana se e somente se, para cada x, y, z em S , as seguintes condições sejam satisfeitas:

Axioma 1. Se xPy , então não se tem yPx .

Axioma 2. Se x pertence a V , então há um único y tal que y pertence a H e yPx .

Axioma 3. Se x pertence a V , então há um único z tal que z não pertence a H e zPx .

O “predicado de Suppes” correspondente pode ser assim escrito informalmente (no entanto, a fórmula correspondente na linguagem da teoria de conjuntos pode ser facilmente explicitada), onde \wedge denota a conjunção, e as variáveis x, y e z percorrem S :

$$U(X) \leftrightarrow \exists S \exists V \exists H \exists P (X = \langle S, V, H, P \rangle \wedge S \text{ é um conjunto não vazio} \wedge V \text{ é um sub-conjunto de } S \wedge H \text{ é um sub-conjunto de } S \wedge P \text{ é uma relação binária sobre } S \wedge \forall x \forall y \forall z (\text{se } xPy, \text{ então não se tem } yPx \wedge \text{se } x \text{ pertence a } V, \text{ então há um único } y \text{ tal que } y \text{ pertence a } H \text{ e } yPx \wedge \text{se } x \text{ pertence a } V, \text{ então há um único } z \text{ tal que } z \text{ não pertence a } H \text{ e } zPx)).$$

Os X que satisfazem o predicado U são as possíveis realizações (modelos) da teoria. Assim, dar o predicado U corresponde a caracterizar o que seriam os ‘modelos’ da teoria da paternidade humana (as estruturas que verificam U).

As vantagens dessa abordagem, bem como de algumas de suas variantes, têm sido bastante propagadas (ver DA COSTA e FRENCH, 2003), mas não iremos discutir em maior profundidade os detalhes desse assunto. Basta-nos salientar que alguns esforços de se estudar sob este prisma as teorias biológicas têm sido feitos, por exemplo, em LLOYD (1984; 1988; 1994), THOMPSON (1983; 1987) entre outros, que seguem a variante devida a van Fraassen. De outro lado, há os trabalhos da escola estruturalista, da qual não nos ocuparemos aqui apesar de sua importância na investigação das relações históricas e interteóricas (um panorama atual sobre o assunto pode ser encontrado em DIEZ e LORENZANO, 2002). Salientamos apenas que a concepção semântica inspirou também o sistema apresentado pelos autores deste artigo (MAGALHÃES e KRAUSE, 2001) para a teoria sintética da evolução.

Genética e seleção natural

A teoria da seleção natural de Darwin e Wallace⁴ forneceu, entre outras coisas, uma explicação para as transformações dos seres vivos ao longo do tempo e para a origem das adaptações biológicas. Esta teoria é reconhecidamente uma das principais fontes do moderno pensamento biológico. Sua aceitação, entretanto, foi problemática. Ao final do século XIX, a evolução dos seres vivos já era aceita pela maioria dos cientistas. A teoria da seleção natural, entretanto, era apenas uma das várias explicações existentes para o processo evolutivo, sendo que nos anos em torno de 1900 existiam várias teorias alternativas (ver, p.ex., BOWLER, 1985), o que exemplifica o *perspectivismo*, no sentido em que estamos usando esta palavra.

Um conceito chave nesta teoria é o conceito de *aptidão* (*fitness*), que pode ser caracterizado como *uma propriedade do organismo* que determinaria as suas chances de sobrevivência e reprodução. Esta propriedade seria resultante do conjunto de características biológicas do organismo e das características do ambiente em que vive. Para que a teoria

⁴ Como é bem conhecido, a teoria da seleção natural apareceu oficialmente em 1858 (comunicação conjunta de Darwin e Wallace.); e a 1ª edição do livro “A origem das espécies”, de Darwin, em 1859.

funcione, entre outras coisas, as características do organismo que determinam a sua aptidão deveriam ser hereditárias, ao menos parcialmente. Resumindo: para que ocorra um processo evolutivo por seleção natural, é necessário que exista variação fenotípica, que esta variação seja hereditária e que algumas formas sejam mais eficientes que outras em termos de sobrevivência e reprodução em um dado ambiente.

Uma vez que a aptidão darwiniana de um organismo só é conhecida *a posteriori*, após este organismo ter sobrevivido e reproduzido, existiria certa circularidade no raciocínio. Assim, o princípio da seleção natural não teria grande poder explicativo, ou de previsão, e não seria, portanto, uma genuína lei científica.⁵ Esta tem sido uma das principais críticas ao paradigma darwiniano desde o século XIX, e ainda causa polêmica (cf.p.ex. CHAUVIN, 1997).

Darwin não apresentou uma teoria da herança em “A Origem das Espécies”, mas fez isto em uma obra posterior: “A variação de animais e plantas sob domesticação”, (cf. CASTAÑEDA, 1992). Esta teoria não resistiu às evidências empíricas. Embora o processo da seleção natural possa funcionar mesmo sem uma teoria específica de herança (WILLIAMS, 1970), esta lacuna foi um dos vários motivos que tornaram problemática a aceitação da teoria da seleção natural.

No início do século XX, os primeiros geneticistas demoraram a aderir ao paradigma evolutivo e, quando o fizeram, criaram uma nova teoria. O desenvolvimento da genética, especialmente da genética de populações, a melhor compreensão do mecanismo das mutações e os primeiros estudos sobre a variabilidade presente nas populações, permitiram o desenvolvimento da chamada “teoria sintética” ou “neodarwinismo” que viria a integrar também os outros ramos da biologia. Esta teoria, com importantes modificações, é ainda a visão predominante. Em genética de populações, entretanto, o conceito de *aptidão* passou a ser aplicado a *genótipos*, ao invés de *organismos*, gerando uma série de questões ainda mal compreendidas.

Para investigarmos a relação entre a genética e a seleção natural, devemos compreender claramente a relação entre a noção darwiniana de aptidão de organismos e a noção de aptidão de genótipos (ou valor adaptativos de genótipos). Para esse tipo de análise, o método axiomático se presta exemplarmente. Iremos abordar esta questão a partir uma axiomatização, na forma de um predicado de Suppes, para a teoria em questão (baseada em MAGALHÃES e KRAUSE, 2001). Antes, porém, é necessária uma palavra acerca do importante trabalho de WILLIAMS (1970) sobre a axiomatização da teoria da seleção natural.

A abordagem axiomática da teoria da seleção natural

A apresentação usual da teoria de Darwin, informal e intuitiva, por mais aprofundada que seja, não permite uma apreciação clara e objetiva dos problemas conceituais e metodológicos existentes. A análise lógica pode contribuir para o esclarecimento de tais questões. O sistema axiomático para a teoria da seleção natural de Darwin proposto por Mary Williams em 1970 (WILLIAMS, 1970) ainda é o esforço mais conseqüente neste sentido (ver comentários em ROSEMBERG, 1985 e MOYA, 1989). Apesar de não se poder afirmar que corresponda exatamente às idéias de Darwin, o trabalho facilita uma apreciação dos pressupostos e conseqüências da teoria darwiniana.

⁵ Esta crítica aparece em um texto de 1957 de Popper, “A miséria do historicismo” (POPPER, 1980), embora o autor tenha reconsiderado a questão posteriormente (POPPER, 1975).

O sistema parte de quatro conceitos primitivos (não definidos no sistema) e de sete axiomas (que regem o funcionamento dos conceitos primitivos). A partir disso, a autora define os outros conceitos da teoria e deduz algumas das suas conseqüências. O sistema é bastante complexo, e aqui faremos apenas uma exposição breve e informal de seus principais elementos. Os conceitos primitivos são:

1. *entidade biológica* – elementos de certo conjunto B que pode ser interpretado (nos diferentes modelos da teoria) como o conjunto dos genes, cromossomos, células, organismos, populações ou espécies;

2. *a relação \triangleright* - uma relação binária sobre B . Intuitivamente, se x_1 e x_2 são entidades biológicas, $x_1 \triangleright x_2$ significa que x_1 é pai ou mãe (ancestral imediato) de x_2 .

Por definição esta relação é generalizada para a relação de *ancestralidade*, permitindo falar em *linha de descendência* (e de ascendência) e em número de *gerações*.

Um conjunto de entidades biológicas e de seus descendentes, organizado pela relação \triangleright , é por definição chamado *clã*.⁶ Um *subclã* é um clã que pertence outro clã, isto é todos os seus elementos também pertencem a um clã maior (do qual é subclã). Todas as entidades biológicas podem pertencer a um ou mais clãs ou subclãs. Na figura 1 estão ilustradas estas idéias: os círculos representam entidades biológicas, as linhas indicam as relações de ancestralidade entre elas (os ancestrais acima, os descendentes embaixo), as diferentes tonalidades dos círculos indicam os subclãs.

3. *ϕ aptidão (fitness)* – Uma função de B no conjunto dos números reais positivos. Intuitivamente, é uma propriedade das entidades biológicas que indica seu potencial para deixar descendente;

Observação: o conceito de aptidão é estendido a *clãs* e *subclãs*.

4. *subclã darwiniano* - este é um conceito mais abstrato e portanto difícil de apresentar de modo intuitivo. Falando por alto, um *subclã darwiniano* denota um subclã que age como unidade com respeito à seleção e pode ser interpretado como uma população ou como uma espécie, por exemplo.

Considere um subclã C_1 de um subclã darwiniano C ; se os elementos de C_1 apresentam maior aptidão em relação aos outros elementos de C , então C_1 entrará em expansão relativa, podendo vir a se fixar em C (quando, a partir de certa geração, todos os elementos de C também pertencerem a C_1). Na figura 1 isto está representado pelo predomínio dos círculos escuros na última linha (geração).

Embora seja tomada como um conceito primitivo, Williams propõe uma *definição operacional* para *aptidão*. A aptidão operacional de uma entidade biológica poderia ser estimada a partir do número de descendentes produzidos por cada ancestral daquela entidade, devidamente ponderado pelo número de gerações entre o ancestral e a entidade considerada (cf. WILLIAMS, 1970).

Assim como em Darwin, o sistema de Williams pressupõe que a aptidão é influenciada pela herança mas não preconiza nenhuma teoria genética. Este fato tem sido visto ora como um defeito, ora como uma vantagem do sistema (MOYA, 1989).

Diversos sistemas axiomáticos foram propostos para as teorias da genética, mas não iremos rever este assunto no presente contexto (para indicações bibliográficas, veja-se ZANARDO e RIZZOTTI, 1986; RIZZOTTI e ZANARDO, 1986; LORENZANO, 1998 ;2002; MAGALHÃES, 1998). A fim de investigar a teoria sintética, foi necessário construir um novo

⁶ Este termo também poderia ser traduzido livremente como *linhagem*.

sistema integrando os conceitos de Williams com conceitos da genética (MAGALHÃES e KRAUSE, 2001). Este sistema será apresentado resumidamente a seguir.

Teoria sintética

Abaixo, estão expostos alguns elementos de um “predicado de Suppes” para a teoria sintética da evolução. Esta reconstrução lógica de parte da teoria informal foi apresentada originalmente em outro trabalho (MAGALHÃES e KRAUSE, 2001). O sistema foi desenvolvido a partir de sete conceitos primitivos e de nove axiomas. Alguns destes conceitos e axiomas correspondem aos de Williams (1970) outros foram introduzidos para permitir operarmos com elementos da genética. No presente artigo, o sistema mencionado é utilizado como um *case study* para enfatizarmos o uso e importância do método axiomático em biologia.

No que segue, iremos destacar apenas alguns aspectos do trabalho com a finalidade de discutir os conceitos evolutivos de *aptidão* e *valor adaptativo*, assim como as relações entre a teoria de Darwin e a teoria genética. Deste modo, o sistema está sendo utilizado para investigar aspectos dos fundamentos da teoria informal. Para detalhes, sugerimos a consulta ao artigo original.

Uma *STE* é uma estrutura da forma $STE = \langle B, G, \equiv, =_{loc}, \mathcal{A}_m, E, \varphi \rangle$, onde:

1. B é um conjunto finito cujos elementos são chamados *entidades biológicas*;
2. G é um subconjunto não vazio de B , cujos elementos são chamados de *genes*;
3. \equiv é uma relação de equivalência sobre G (indistinguibilidade genética);
4. $=_{loc}$ (identidade de loco) é igualmente uma relação de equivalência sobre G ;
5. \mathcal{A}_m denota, para cada número natural m não nulo, uma relação binária sobre B , de modo semelhante à relação \mathcal{A} de Williams, porém generalizada para m gerações.
6. E é um conjunto não vazio cujos elementos são chamados *fatores ambientais*;
7. φ é uma função de B no conjunto dos reais positivos. Para cada x em B , $\varphi(x)$ indica a aptidão de x (este conceito é semelhante ao de Williams).

São sete os axiomas da teoria (por simplicidade, não mencionaremos os correspondentes postulados que qualificam as relações indicadas nos itens 3 e 4 como relações de equivalência). Os três primeiros procuram captar as propriedades intuitivas da reprodução.

Sejam x e y entidades biológicas e m e n números naturais positivos:

Axioma 1: $\forall x \forall m (\neg(x \mathcal{A}_m x))$

Axioma 2: $\forall x \forall y \forall m \forall n (x \mathcal{A}_m y \rightarrow \neg(y \mathcal{A}_n x))$

Axioma 3: $\forall x \forall y \forall z \forall m \forall n (x \mathcal{A}_m y \wedge y \mathcal{A}_n z \rightarrow x \mathcal{A}_{m+n} z)$

É fácil perceber o sentido intuitivo desses axiomas: (A1) diz que nenhuma entidade biológica é ancestral ou descendente de si própria (o que, evidentemente, limita os possíveis modelos da teoria – isso obviamente poderia ser modificado se olhássemos a evolução de outra perspectiva); (A2) diz que nenhuma entidade biológica é ancestral de algum de seus ancestrais; (A3) também

tem um sentido óbvio, indicando a transitividade da relação de ancestralidade, ilustrada aqui por um exemplo de interpretação: “se João é pai de Pedro e Pedro é avô de José, então João é bisavô de José”.

Axioma 4: $\forall x \forall y (x \in G \wedge y \in G \wedge x \equiv y \rightarrow x =_{loc} y)$

Em palavras, genes indistinguíveis sempre pertencem ao mesmo loco. Como a recíproca não é postulada, genes pertencentes a um mesmo locus podem não ser indistinguíveis. Isto permite definir e lidar com diversos conceitos da genética clássica, tais como *alelo*, *mutação* e *genótipo*. Observe-se que o conceito de indistinguibilidade genética, aplicado a genes, pode ser estendido a genótipos.

A partir do conceito de genótipo e considerando o conjunto E , dos fatores ambientais, é possível definir *fenótipo*, *cromossomo* e *genoma*, bem como outras noções relacionadas, como certos conjuntos de genes, devidamente caracterizados por propriedades adequadas.

Tudo isto permite definir o conceito de *organismo*, trata-se de uma estrutura da forma $o = \langle G_o, E_o, F_o, R_o \rangle$, e então é visto na teoria como uma coleção de genótipos, fatores ambientais, fenótipos e um conjunto R de relações entre estes elementos (os sub-índices indicam relativização ao particular organismo considerado). O conjunto R indica a difícil noção de *estrutura* do organismo, uma vez que um organismo é muito mais que um conjunto de genótipos, fatores ambientais e fenótipos.

Observe-se que esta definição de “organismo” apenas indica certa classe de entidades da teoria, ou melhor, procura caracterizar uma classe de objetos que apresentam certas propriedades de modo a funcionar como “organismos” no interior da teoria. Obviamente, isto não dá conta de tudo o que nossa intuição diz que seja um organismo, e nem capta o conceito de organismo no contexto teórico de outras disciplinas biológicas, como a fisiologia por exemplo (ver discussão em MAGALHÃES e KRAUSE, 2001; ver também KRAUSE, 2002). Para aproximar essas outras perspectivas, precisaríamos modificar a axiomática (o que conseqüentemente alteraria a classe dos seus modelos –se supusermos que a axiomática resultante não é equivalente à dada).

Axioma 5: Se $O = \{o_1, \dots, o_n\}$ é um conjunto de organismos, então $O \subseteq B$.

Este axioma simplesmente afirma que os organismos são entidades biológicas, valendo para eles, portanto, os axiomas (1), (2) e (3).

As propriedades de reprodução dos organismos podem ser estudadas mediante as definições de organismos haplóides e diplóides, gametas etc. Do mesmo modo, introduz-se a noção de *espécie*, como sendo certos conjuntos de organismos caracterizados pelos seus genomas. Observe que todas estas definições são obtidas a partir dos elementos primitivos da axiomática ou de outros conceitos definidos a partir deles (cf. MAGALHÃES e KRAUSE, 2001).

Deve-se considerar neste momento que a maneira com que o sistema foi construído, via predicado de Suppes, utilizou a teoria informal de conjuntos (falamos em ‘relações’, ‘funções’, ‘números naturais’, etc.). Isso significa que toda a matemática informal está ao nosso dispor, o que aliás caracteriza a vantagem do que Suppes realizou, em contraposição à *Received View*, e permite introduzir conceitos de outras teorias, tais como os axiomas da teoria de probabilidades. A partir desses axiomas, e considerando certos grupos de organismos (diplóides e de reprodução cruzada), podemos, mediante a imposição de um axioma adicional, deduzir o princípio mendeliano da segregação monofatorial (MAGALHÃES E KRAUSE, 2001). A partir daí, é

possível reconstruir partes da genética clássica. Para o estudo de outras partes desta ciência, será necessário introduzir outros elementos, por exemplo outro axioma especial que permita lidar com a noção de “ligação” gênica. Isto ainda não foi feito por não ser necessário para os fins que nos propomos, mas como o leitor pode notar, pode ser abordado da mesma maneira que os desenvolvimentos anteriores.

Para integrarmos a teoria genética e a teoria da seleção natural, necessitamos introduzir o conceito de *clã*, definido de modo semelhante ao que fez Williams (ver acima), e o conceito de *ambiente externo*, introduzido por definição a partir dos elementos do conjunto E . Intuitivamente, a definição de ambiente externo diz que existem certos intervalos de números reais associados a elementos do conjunto E , que indicam as condições do ambiente onde “vivem” os organismos. Assim, um destes intervalos poderia representar a temperatura, outro a umidade, outro a altitude, outro a pressão etc.

A noção de ambiente externo permite definir *população*, que intuitivamente será um conjunto de organismos de mesma espécie que partilham um ambiente comum.

Na figura 1, os círculos seriam organismos e o ambiente externo está representado pelo grande retângulo que os contém; apenas os “organismos” representados em seu interior pertencem à população. Para não tornar a figura muito complexa, não foi representada a reprodução sexuada, mas isto não muda a sua interpretação (ou a classe de seus modelos).

Axioma 6: assevera que para cada organismo o existe um número real e positivo $\phi(o)$, chamado aptidão de o .

Este axioma é devidamente estendido a certos clãs, e isto é representado por $\phi(C)$, (cf. MAGALHÃES e KRAUSE, 2001).

Facilmente se pode construir uma coleção de organismos que represente uma população onde todos os seus elementos pertençam a um clã ($P \subseteq C$).

No próximo axioma, P_k representa o conjunto dos elementos de P , (como acima, $P \subseteq C$), até a geração k .

Axioma 7: Para cada população P_k , existe um número natural K tal que se $|P_k| > K$, então $\phi(P_{k+1}) < \phi(P_k)$, onde $|P_k|$ é o cardinal de P_k .

Isso indica que se o número de indivíduos pertencentes à P_k for maior que K , então a aptidão média da população irá diminuir. Note-se que K estabelece restrições ao crescimento do número de indivíduos de uma população em certo ambiente externo.

Supondo que dentro do clã C temos dois subclãs tais que $C^1 \subseteq C$ e $C^2 = C - C^1$, então podemos tomar a união dos elementos de C^1 e a união dos elementos de C^2 que pertencem à P_k , chamando-os respectivamente de A_k e B_k (o uso dessas operações mostra claramente a vantagem de se usar a teoria de conjuntos). Neste caso, temos:

Axioma 8: Se $\phi(C^1) > \phi(C^2)$, então existe n , tal que: $\frac{|A_k|}{|B_k|} < \frac{|A_{k+n}|}{|B_{k+n}|}$

Como decorrência deste axioma, quando $\phi(C^1) > \phi(C^2)$, notamos que estará aumentado a proporção de indivíduos pertencentes ao subclã C^1 em P , à medida que passam as gerações. Se esta diferença persistir, haverá uma geração em que todos os indivíduos de P pertencerão a C^1 (como conseqüência dos axiomas 7 e 8). Este é o último axioma que apresentaremos aqui e é também a principal contribuição da teoria para a discussão que nos propomos a seguir, pois permite relacionar os elementos da genética à teoria de Williams.

Intuitivamente, se C^1 e for um subclã de organismos formado a partir dos genótipos que os compõem (isto é, composto pelos organismos que contêm um genótipo de certa classe), e havendo diferença entre o valor adaptativo dos genótipos desta classe e o dos genótipos dos organismos de C^2 , então as mudanças nas proporções de C^1 e C^2 irão provocar alterações nas frequências alélicas (e genotípicas) na geração seguinte.

É importante notar que em se tratando de populações de organismos diplóides e de reprodução sexuada, o n do axioma 8 será igual a um, isto porque ocorrerá segregação gênica na gametogênese e formação de novos genótipos na geração seguinte. Dizendo de outro modo, o clã formado por indivíduos com certo genótipo deve ser desconsiderado a partir da geração $t+1$, quando os descendentes poderão ter genótipos diferentes da geração paterna. Deste modo, pode-se estimar a contribuição média dos indivíduos que possuem tal genótipo para a formação da próxima geração da população. Considerando todos os genótipos possíveis de certo *locus*, as frequências genotípicas e alélicas da próxima geração serão determinadas, até certo ponto, pelas aptidões médias dos organismos de cada um dos tipos de genótipo.

Observe-se também que não há necessariamente uma relação de causa e efeito, do genótipo para o fenótipo, isto é, os genótipos não têm necessariamente que ser responsáveis pela maior aptidão do subclã (embora isto possa ocorrer); basta que haja uma associação entre certos genótipos e os organismos de C^1 , na geração t , para que mudem as frequências genotípicas e alélicas em $t+1$. O contrário, entretanto, deverá ocorrer: se os organismos em C^1 se diferenciam dos de C^2 quanto ao genótipo, então haverá alteração nas frequências alélicas na próxima geração, na condição de que $\phi(C^1) > \phi(C^2)$.

Modelos e genética de populações

Iremos considerar agora uma interpretação do sistema *STE* em termos de *genética de populações*. Dito sem muito rigor, um modelo de uma axiomática como a acima é uma estrutura conjuntista composta de conjuntos e de relações que satisfazem os postulados dessa axiomática, fornecendo a contraparte semântica para a mesma (ver acima; ver também discussão geral em KRAUSE, 2002). Em genética, o termo “modelo” é usado informalmente, como sendo uma representação matemática de certos aspectos de um sistema biológico real.⁷

Para construirmos os “modelos” matemáticos da genética de populações de nosso sistema, é necessário impormos algumas condições adicionais, de modo a explorarmos o significado biológico pretendido (por exemplo, podemos introduzir convenientemente no sistema uma população de organismos diplóides, com reprodução sexuada, etc.). Estas definições adicionais impõem novos axiomas e restrições, que na verdade vão constituir novas teorias, de campo de aplicação mais restrito, caso os conceitos novos não sejam meras definições por abreviação dos conceitos já presentes, o que não alteraria os teoremas da teoria, nem seus modelos.

Seguindo este percurso, é possível derivar a “lei” de Hardy e Weinberg, como apontado em MAGALHÃES e KRAUSE (2001). Esta lei, aplicável a populações de organismos diplóides de reprodução sexuada, é de grande importância em genética de populações. Segundo a mesma,

⁷ Apesar de sustentado por Suppes que todas as acepções usuais do termo ‘modelo’ se reduzem a uma só, isso é discutível. Ver SUPPES, 2002.

observadas certas condições, as freqüências dos alelos e dos genótipos tendem a permanecer constantes e em equilíbrio probabilístico ao longo das gerações de uma população.

Um aspecto importante a ser considerado é o fato de que as populações reais são finitas e portanto a dinâmica da transmissão dos genes entre gerações é afetada por fenômenos estocásticos, gerando o que se costuma chamar de “deriva genética” (definida informalmente como flutuações aleatórias nas freqüências alélicas ao longo das gerações de uma população).⁸

Para uma análise mais detalhada, devemos considerar ainda todos os demais fatores que influem na dinâmica da variação biológica no interior das populações, isto é, todos os fatores biológicos ou ambientais que influem nos tipos de cruzamentos, afastando-os da panmixia (uma das condições do equilíbrio), e dos fatores que alteram as freqüências dos alelos ao longo das gerações: mutação, migração e seleção natural (além da deriva genética). A compreensão destes mecanismos e de seus efeitos requer a elaboração e uso de teorias matemáticas adicionais sofisticadas. Quando se consideram as ações simultâneas e interações entre estes fenômenos, essas teorias matemáticas podem adquirir um nível muito grande de complexidade.

Ao que parece, entretanto, os modelos obtidos mesmo com a introdução dessa sofisticação adicional obedecem aos axiomas mais gerais de *STE*, e podem ser levados em conta no sistema, ainda que com o cuidado de sempre considerarmos cada situação particular. Por exemplo, se quisermos estudar os efeitos de cruzamentos preferenciais sobre a composição genética da população, deveremos trabalhar com modelos que descrevam essa situação, de modo a permitir a estimativa da sua influência sobre as freqüências alélicas e genotípicas. Isto pode ser feito introduzindo uma condição adicional (regras de cruzamento). Obtém-se assim uma classe mais restrita de modelos da teoria resultante (quanto mais conceitos e axiomas adotarmos, mais restrições teremos na aplicação da teoria).

Pode-se afirmar, portanto, que mediante a introdução de novos conceitos e axiomas, temos diversas teorias subordinadas a uma teoria de caráter mais amplo, desde que os modelos de uma destas teorias particulares também obedçam aos pressupostos das teorias mais abrangentes (sejam sub-modelos daqueles). Isto está de acordo com a chamada “concepção dinâmica multinível” de TUOMI (1981), que vê a evolução como um conjunto de teorias e “subteorias”, interconectados em diferentes níveis de abstração, e é consoante com o que se faz na teoria de modelos usual em lógica.

Percebe-se claramente que o trabalho de axiomatizar e interpretar essas diversas teorias, assim como o de caracterizar as relações entre elas, é de fundamental importância para se investigar a estrutura do que se conhece por “teoria evolutiva”.

O conceito de aptidão darwiniana e sua aplicação a organismos e a genótipos

A aptidão de um organismo é, como vimos, um valor numérico que deve refletir seu potencial de sobrevivência e reprodução. Considerando que a sobrevivência e a reprodução dependem: (i) das características do organismo; (ii) das características dos outros organismos da população; (iii) das características do ambiente externo onde se encontra a população, poder-se-ia

⁸ Convém lembrar que grande parte da variação genética observada nas populações naturais ocorre simplesmente pela ação da mutação e da deriva genética, tendo pouca relação com a seleção natural. Este fato, observado especialmente em nível molecular, é de grande importância na genética moderna.

pensar que se tivéssemos uma completa descrição das características dos organismos e de seu ambiente poderíamos chegar à aptidão de cada organismo. Este valor indicaria a probabilidade deste organismo se reproduzir em um dado momento e seria obtido a partir de outras teorias mais “básicas”, isto é, da física, da química, da fisiologia etc., utilizadas para a descrição das características que influem nas chances de sobrevivência e reprodução (ver a discussão em ROSEMBERG, 1985). Desta forma, não haveria necessidade da introdução de “aptidão” como conceito primitivo. Neste caso, poderíamos pensar que a teoria da seleção natural (e grande parte da biologia) pudesse ser “reduzida” à física e à química. Mesmo como aproximação, entretanto, tais estimativas de aptidão, se possíveis, implicariam na obtenção e manipulação de um volume de informações além de um limite razoável.

Além disso, uma outra dificuldade faz pensar que tal redução é impossível, *em princípio*. Isto porque, mesmo que tivéssemos uma descrição de todas as características de todos os organismos de uma população, e também de todos os fatores do ambiente onde se encontram, ainda assim não haveria como prever todas as interações possíveis entre estes elementos, de modo a podermos definir *aptidão*.⁹

Por outro lado, se definirmos aptidão a partir do desempenho reprodutivo dos organismos, a teoria perde qualquer caráter preditivo, caindo em um raciocínio circular, como vimos anteriormente.

Uma alternativa seria definir a aptidão a partir do desempenho reprodutivo *dos ancestrais* do organismo considerado (como a *definição operacional* de WILLIAMS, 1970). Como veremos abaixo, devido aos fenômenos relativos à segregação dos genes, em situações de reprodução sexuada, este procedimento não seria aplicável. Mesmo nos casos de reprodução clonal, a existência de mutações, formas alternativas de transferência gênica entre organismos e, principalmente, as variações ambientais tornariam muito grosseiras as estimativas baseadas nesta definição.

Devido a todas essas razões, seguindo o exemplo de WILLIAMS (1970), o conceito de aptidão foi introduzido como primitivo em nosso sistema.

Em genética de populações (teoria informal) estamos interessados nas mudanças das frequências dos alelos (e de outros variantes genéticos). A influência da seleção pode ser abordada atribuindo-se um tipo de aptidão (ou *valor adaptativo*) aos genótipos. Este valor é indicado por w e pode ser estimado em comparação com as aptidões dos outros genótipos existentes em uma população. Usualmente, verifica-se a frequência do genótipo em duas ou mais gerações subsequentes e calcula-se o parâmetro w com base na variação desta frequência. Este parâmetro pode ser utilizado para previsões da evolução da população, entendendo-se por evolução as alterações das frequências dos alelos. É importante notar que as equações que permitem estas previsões pressupõem um valor adaptativo constante dos genótipos, isto é, pressupõem que o meio-ambiente é relativamente estável.¹⁰

Mesmo aceitando o pressuposto acima, dificilmente um sistema da complexidade de uma população biológica pode ser completamente determinístico. Ao contrário, é de se esperar que fenômenos caóticos seja a regra. De fato, diversos experimentos mostram que modelos

⁹ O problema que se coloca aqui é o do *determinismo*. A definição exata de aptidão a partir de conceitos da física e da química, ao que parece, só seria possível em um universo estritamente determinista, o que não está de acordo com as modernas concepções da física (PRIGOGINE e STENGERS, 1997).

¹⁰ Existem modelos que descrevem situações em que os valores adaptativos variam em função da frequência do genótipo. Esta, e inúmeras outras situações complexas que podem ser encontradas nos manuais de genética de populações, não invalidam o que está sendo afirmado: os modelos clássicos de seleção natural pressupõem uma dinâmica determinista.

deterministas podem ser inaplicáveis em situações onde vários genes influam simultaneamente sobre a evolução de uma população. Os caracteres fenotípicos dos organismos quase sempre dependem de genes de vários *loci* e o valor adaptativo de um genótipo de certo *locus* pode sofrer influência de genes de outros *loci*. Mesmo um sistema com apenas dois *loci*, e dois alelos em cada *locus*, pode gerar resultados imprevisíveis (cf. LEWONTIN, 1974). Considerando o grande número de *loci* e alelos existentes nas populações, e também as variações ambientais, pode-se afirmar que mesmo que conhecêssemos as frequências e as aptidões relativas dos genótipos de todos os *loci* dos organismos de uma população, a evolução desta população ainda seria indeterminada.

Em organismos de reprodução sexuada, os genótipos são formados e desfeitos a cada geração. A frequência de um genótipo não depende apenas da descendência dos organismos com aquele genótipo na geração anterior, mas também da descendência dos organismos com genótipos que podem formar o genótipo considerado. Depende portanto das “leis” da genética. Em princípio, como apontamos acima, estas leis podem ser deduzidas em uma extensão de *STE*, assumindo certos axiomas e restrições adicionais que podem ser introduzidos sem dificuldade (ao que tudo indica). Genótipos não são *entidades biológicas* no sentido de Williams, isto é, não obedecem aos axiomas que governam as propriedades daquelas entidades (em particular os axiomas que permitem lidar com a noção de reprodução). Não é possível, portanto, aplicar a eles o conceito de *clã*. A noção darwiniana de *aptidão* (tomada à maneira de Williams) não é, pois, facilmente redutível à noção genética de *valor adaptativo* (ou *aptidão*) de genótipos.

A *aptidão* pode ser vista como uma propriedade do organismo, tomado como um todo, que reflete o conjunto de relações entre genes, genótipos, fatores ambientais e fenótipos. Pelo menos no estado atual do conhecimento, o valor da *aptidão* de um *organismo* não é determinável de forma independente da reprodução. Chega-se assim a um impasse: a *aptidão* do organismo não é determinável *a priori*, mas ainda assim é algo que determina a *aptidão* dos genótipos, e as *aptidões* de genótipos de *loci* isolados podem ser determinadas (observadas certas condições), mas não dispomos de meios para deduzir delas a *aptidão* do organismo como um todo.

Organismos são as entidades biológicas que interagem no ambiente ecológico onde ocorre a seleção. Os genótipos, e todos os fatores englobados na noção de *ambiente*, determinam as características que os organismos manifestam (fenótipos). Esta determinação é complexa, ocorrendo um grande número de interações entre os produtos dos genes que estão contidos em um zigoto e os fatores do ambiente que atuam ao longo do seu desenvolvimento.

Os genes são responsáveis pela transmissão dos caracteres ao longo das gerações. Alterações nas frequências populacionais dos genes resultam em grande parte da seleção de organismos. Isto está implicado no surgimento das adaptações biológicas. A evolução de fenótipos complexos e a origem das grandes adaptações, entretanto, são processos que não podem ser explicados apenas pela genética de populações; há necessidade de considerarmos, entre outros, elementos de *biologia do desenvolvimento* (a fim de captarmos as complexas relações entre os genes e os fenótipos finais, isto é os aspectos estruturais e funcionais do organismo) e de *ecologia*, em particular a noção de *nicho ecológico* (para podermos compreender melhor a noção de ambiente e sua relação com a seleção de organismos). Não há uma teoria bem estabelecida que integre todos esses elementos.

Mesmo considerando sistemas genéticos relativamente simples, os modelos teóricos de seleção normalmente encontrados na literatura correspondem a situações bastante idealizadas e os exemplos práticos de aplicações destes modelos representam antes exceções do que situações comuns na natureza. Em situações reais, a interação de um grande número de variáveis, muitas

delas desconhecidas, leva a enormes dificuldades na avaliação de parâmetros relativos à seleção natural.

Apesar do comentário acima, pode-se afirmar que os princípios relativos à ação da seleção natural sobre as frequências alélicas são razoavelmente compreendidas pelos geneticistas de populações. A simples inspeção de um livro especializado mostra inúmeros exemplos em que modelos teóricos de seleção natural permitem vários tipos de previsões acerca de fenômenos biológico, com implicações práticas importantes, tanto na genética aplicada à agropecuária como na conservação de espécies, entre outras. Apesar das críticas à teoria, inúmeros experimentos e observações de campo corroboram muitas das previsões obtidas a partir da mesma, de acordo com critérios estatísticos bem estabelecidos. Este fato nos leva a pensar que a explicação da evolução fornecida pela teoria sintética (na versão formal ou nas diversas versões informais) não é “vazia” ou “circular”. Porém não é completa, e nem de fácil compreensão, devido à complexidade inerente aos sistemas biológicos.

Conclusão

O objetivo deste artigo foi fornecer um exemplo de como métodos formais (no caso a axiomatização à maneira de P. Suppes) podem ser úteis na discussão de conceitos, da estrutura teórica e de problemas metodológicos relativos à biologia evolutiva. Na verdade, não cremos que possa haver um entendimento conceitual aprofundado de qualquer teoria sem que se proceda a sua axiomatização.

Referências bibliográficas

- BOWLER, J. P. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en la décadas en torno a 1900*. Barcelona : Editorial Labor, 1985.
- CASTAÑEDA, L. *As idéias pré-mendelianas da herança e sua influência na teoria da evolução de Darwin* (tese de doutorado). Campinas : UNICAMP, 1992.
- CHAUVIN, R. *O darwinismo ou o fim de um mito*. Lisboa : Instituto Piaget, 1997.
- COSTA, N. C. A., *O conhecimento científico*, 2. ed. São Paulo : Discurso Editorial, 1999.
- COSTA, N. C. A. and FRENCH, S., *Science and partial truth: a unitary approach to models and scientific reasoning*, Oxford: Oxford Un. Press, 2003.
- COSTA, N. C. A., KRAUSE, D. AND BUENO, O., "Perspectivism in the Philosophy of Science", in *History and Philosophy of Science and Technology*, edited by Carlos Galles y Pablo Lorenzano, in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Oxford: Eolss Publishers, forthcoming.
- DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Editores) *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: Problemas e discusiones*. Bernal : Universidad Nacional de Quilmes Ediciones, 2002.
- KRAUSE, D., *Introdução aos Fundamentos Axiomáticos da Ciência*. São Paulo : Editora Pedagógica Universitária, 2002.
- LEWONTIN, R. C. *The genetic basis of evolutionary change*. New York : Columbia University Press, 1974.
- LLOYD, E. A semantic approach to the structure of population genetics. *Philosophy of Science*. n. 48, p. 416-437, 1984.
- _____. The semantic approach and its application to evolutionary theory. *PSA*, n. 2, p. 278-285, 1988.
- _____. *Structure and confirmation of evolutionary theory*. Princeton : Princeton University Press, 1994.
- LORENZANO, P. Hacia una reconstrucción estructural de la genética clásica y de sus relaciones con el mendelismo. *Episteme*, 3 (5): 89-117, 1998.
- _____. La teoría del gen y la red teórica de la genética. In: DÍEZ, J. A.; LORENZANO, P. (Editores) *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: Problemas e discusiones*. Bernal : Universidad Nacional de Quilmes Ediciones, 2002, p. 263-332.
- MAGALHÃES, J.C.M. Axiomatização e estrutura da teoria sintética da evolução. *Bol. Soc. Par. Mat.* vol. 18, n. 1-2, p. 121-134, 1998.
- _____; KRAUSE, D. Suppes predicate for Genetics and Natural Selection. *J. theor. Biol.*, n. 209, p. 141-153, 2001.
- MOYA, A. *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona : Anthropus, 1989.
- PAPAVERO, N. O método axiomático em biologia. *Ver. Bras. de Filosofia*, vol. XXXVIII, fasc. 155, p. 210-219, 1989.
- PECKHAM, M. (ed.) *The origem of species by Charles Darwin: a variorum text*. Philadelphia : Univ. of Pennsylvania Press, 1959.
- POPPER, K. R. *A miséria do historicismo*. São Paulo : Cultrix/EDUSP, 1980.
- POPPER, K. R. *O conhecimento objetivo: uma abordagem evolucionária*. Belo Horizonte : Itatiaia/EDUSP, 1975.
- PRIGOGINE, I.; STENGERS, I. *A nova aliança: metamorfose da ciência*. Brasília: Ed. Univ. de Brasília, 1997.

- RIZZOTTI, M.; ZANARDO, A. Axiomatization of Genetics 1. Biological Meaning. *J. theor. Biol.*, n. 118, p. 61-71, 1986.
- ROSEMBERG, A. *The structure of Biological Science*. Cambridge : Cambridge University Press, 1985.
- SUPPE, F. (ed.), *The Structure of Scientific Theories*, 2nd. Ed., Urbana and Chicago, University of Illinois Press, 1977.
- SUPPES, P. Que é uma teoria científica? In: MORGENBESSER, S. (organizador). *Filosofia da ciência*. 2. ed. São Paulo : Ed. Cultrix, Ed. da Universidade de São Paulo, 1975. p. 109-123.
- _____. *Set-theoretical structures in science*. Mimeographed notes, Stanford University, 1967.
- _____. 'The structure of theories and the analysis of data', in SUPPE 1977, 266-283.
- _____. *Representation and invariance of scientific structures*, Center for the Study of Language and Information, Stanford, CA, 2002.
- THOMPSON, P. The structure of evolutionary theory: a semantic approach. *Stud. Hist. Phil. Sci.* n.14, vol. 3, 215-229, 1983.
- _____. A defense of the semantic conception of evolutionary theory. *Biology and Philosophy*, n. 2, p. 26-32, 1987.
- TUOMI, J. Structure and dynamics of Darwinian evolutionary theory. *Systematic Zoology*, n. 30, vol. 1, 1981, p. 22-31.
- VAN FRAASSEN, B. On the extension of Beth's semantics of physical theories. *Philosophy of Science*, n. 37, p. 325-338, 1970.
- WILLIAMS, M. Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. *J. theor. Biol.*, n. 29, p. 343-385, 1970.
- ZANARDO, A.; RIZZOTTI, M. Axiomatization of Genetics 2. Formal Development. *J. theor. Biol.*, n. 118, p. 145-152, 1986.

