

ORIGEM ENDOSSIMBIÓTICA DAS CÉLULAS EUCARIÓTICAS



CFCUL
Centro de Filosofia das Ciências
da Universidade de Lisboa
<http://cfc.ul.pt>



MARE
centro de
ciências do mar
e do ambiente

FCT

Fundação
para a Ciência
e a Tecnologia

Ricardo R. Santos

Instituto de Saúde Ambiental
& Centro de Bioética
Faculdade de Medicina, Universidade de Lisboa
Av. Prof. Egas Moniz – Edifício Egas Moniz
1649-028 Lisboa
E-mail: ricardoreis@medicina.ulisboa.pt

Ricardo Melo

Departamento de Biologia Vegetal & MARE -
Marine and Environmental Sciences Centre
Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa
Campo Grande, C2.5.13
1749-016 Lisboa
E-mail: rmelo@ciencias.ulisboa.pt

Gil C. Santos

Departamento de História e Filosofia das
Ciências & Centro de Filosofia das Ciências da
Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa
Campo Grande, C4.3.24
1749-016 Lisboa
E-mail: gilcosan@gmail.com

© Lynn Sagan (1967), On the Origin of Mitosing Cells. *Journal of Theoretical Biology* 14:225–274.
Tradução e reimpressão com permissão da Elsevier.

© John M. Archibald (2011), Origin of Eukaryotic Cell. *Symbiosis* 54:69–86.
Tradução e reimpressão com permissão da Springer.

© Centro de Filosofia das Ciências da Universidade de Lisboa e Autores

Colecção *Documenta* 12

Título: *Origem Endossimbiótica das Células Eucarióticas – Fundamentos & Perspectivas*

Editores: Ricardo R. Santos, Ricardo Melo & Gil C. Santos

Autores: John M. Archibald, Maria Amélia Martins-Loução, Lynn Margulis, Gil C. Santos, Ricardo R. Santos e Ricardo Melo

Data de publicação: Maio 2019 (1.ª edição)

Imagem de capa e capa: Sara Fuentes

Depósito legal n.º 454845/19

ISBN (papel): 978-989-8247-80-3

Impressão: ULZAMA DIGITAL S.L.

Livro co-editado pelo CFCUL – Centro de Filosofia das Ciências da Universidade de Lisboa, no âmbito do Projecto Estratégico com a referência UID/FIL/00678/2019, apoiado pelo Programa de Financiamento Plurianual de I&D da Fundação para a Ciência e a Tecnologia e pelo Programa de Apoio à Comunidade Científica, e pelo MARE – Marine and Environmental Sciences Centre, no âmbito do Projecto Estratégico com a referência UID/MAR/04292/2019, financiado pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia.

RICARDO R. SANTOS, RICARDO MELO & GIL C. SANTOS
EDITORES

**ORIGEM ENDOSSIMBIÓTICA DAS CÉLULAS
EUCARIÓTICAS**

FUNDAMENTOS & PERSPECTIVAS

Prefácio

Jonh M. Archibald

Apresentação

Maria Amélia Martins-Loução

Colecção *Documenta* 12
Centro de Filosofia das Ciências da Universidade de Lisboa
2019

Índice

Prefácio	
<i>John M. Archibald</i>	7
Apresentação	
<i>Maria Amélia Martins-Loução</i>	9
I. FUNDAMENTOS	
Sobre a origem das células eucarióticas	
<i>Lynn Sagan</i>	15
II. PERSPECTIVAS	
Origem das células eucarióticas: 40 anos depois	
<i>John M. Archibald</i>	79
Uma teoria relacional da emergência: o caso exemplar da endo-simbiose	
<i>Gil C. Santos e Ricardo R. Santos</i>	123
Im memoriam – Lynn Margulis (1938-2011)	
<i>Ricardo Melo</i>	185

Uma teoria relacional da emergência: o caso exemplar da endo-simbiose

GIL C. SANTOS¹ & Ricardo R. Santos^{2,3}

1. Introdução

Como uma teoria que se propõe dizer algo concreto sobre a relação ontológica e epistemológica entre os diferentes níveis de organização da realidade e os seus diferentes processos de formação e mudança, a teoria da emergência confronta-se com três problemas fundamentais. Em primeiro lugar, impõe-se como necessário uma caracterização positiva da noção de emergência, evitando desta forma, quer as suas tradicionais definições negativas (como aquilo que não é explicável, não é redutível, não é previsível, etc.), quer as suas caracterizações tipicamente holísticas, sempre mais sugestivas e descritivas do que verdadeiramente explicativas. Em segundo lugar, se a teoria da emergência se pretende apresentar como relevante para a ciência e a filosofia da ciência, ela deve possuir um significado e um alcance

¹ Centro de Filosofia das Ciências, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal, e Departamento de História e Filosofia das Ciências, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal. Trabalho realizado enquanto bolseiro de pós-doutoramento do Centro de Filosofia das Ciências da Universidade de Lisboa (UID/FIL/00678/2013), e no quadro das actividades do Projecto FCT “Emergence in the Natural Sciences: Towards a New Paradigm” (referência: PTDC/FER-HFC/30665/2017).

² Instituto de Saúde Ambiental, Faculdade de Medicina da Universidade de Lisboa. Av. Prof. Egas Moniz, Edifício Egas Moniz, 1649-028 Lisboa, Portugal. ricardoreis@medicina.ulisboa.pt

³ Centro de Bioética, Faculdade de Medicina da Universidade de Lisboa. Av. Prof. Egas Moniz, 1649-028 Lisboa, Portugal. ricardoreis@medicina.ulisboa.pt

epistemológicos verdadeiramente positivos e consequentes, designadamente, para uma reavaliação das diferentes formas de explicação implementáveis na prática científica. Por fim, a teoria da emergência deve conseguir identificar e analisar exemplos concretos de emergência nos domínios das diversas ciências. Neste texto pretendemos dar uma resposta directa a estes três desafios. Na primeira parte, propomos uma caracterização positiva e epistemologicamente consequente da teoria da emergência. A seguir apresentamos e analisamos o processo de endossimbiose e, em particular, a origem e a evolução das células eucarióticas fotossintéticas, como um exemplo concreto de emergência ontológica.

2. Uma teoria relacional da emergência

A teoria da emergência nasceu na segunda metade do século XIX pela mão de um grupo heterogéneo de filósofos britânicos – dos quais se destacam George H. Lewes (1875), Samuel Alexander (1920), Lloyd Morgan (1923) e C. D. Broad (1925) –, cujo objectivo principal consistiu na defesa de uma posição alternativa, quer ao monismo micro-reducionista do Mecanicismo clássico, quer ao pluralismo substancialista dos diversos Vitalismos, enquanto formas dominantes de conceber as relações entre os diferentes níveis de organização da realidade. Dentre estes níveis, a *matéria inorgânica*, a *vida*, e a *mente* foram naturalmente tidos como os mais exemplificativos ou paradigmáticos.

Independentemente das inegáveis insuficiências e dos impasses suscitados pelas abordagens destes primeiros autores (Beckerman et al., 1992; Santos, G. 2015b, pp.433-439), a *problemática* subjacente à teoria da emergência não desapareceu. Bem pelo contrário. Através da contínua oposição entre as clássicas respostas mecanicistas e vitalistas, ela ressurgiu com mais força a partir dos anos 30 e 40 do século XX, inicialmente mobilizada pelo nascimento do ‘organicismo’ no pensamento biológico (com um impacto decisivo na embriologia experimental e na biologia do desenvolvimento) e da ‘teoria geral dos sistemas’ (Gilbert & Sarkar, 2000), bem como pela criação da cibernética e das novas teorias da informação, da auto-organização e da complexidade – ou seja, pela criação daquilo que Henri Atlan viria a caracterizar, com inteira pertinência, como um «*novo mecanicismo*» (Atlan, 1979, p.21).

Ora, a interacção destes factores viria, não apenas a colocar a antiga problemática da emergência no centro do debate filosófico-científico

contemporâneo, mas também a reclamar novos tipos de abordagens e de respostas.

Eis, pois, a problemática fundamental. Que relações de dependência e de autonomia relativa existem entre os fenômenos físicos, químicos, biológicos, psicológicos ou sociais, dado que todos esses domínios pertencem a uma mesma realidade material, mas ao mesmo tempo instanciam propriedades, processos e tipos de relação tão distintos? Há uma redução possível de todos esses níveis de organização em termos de uma realidade física última? Pode uma qualquer disciplina científica, em termos das suas teorias, propriedades e leis ser completamente redutível – se não na prática, pelo menos por princípio – em termos das teorias, propriedades e leis de disciplinas científicas mais básicas? Estes problemas são de natureza essencialmente ontológicos, ou relevam apenas (ou sobretudo) dos nossos limites epistemológicos ou conceptuais?⁴

Estas questões, como dissemos, não desapareceram. Assim como C. D. Broad se questionava, em 1925, sobre se as diferenças entre os domínios físico, químico, biológico e mental seriam, ou não, últimas e entre si irreduzíveis (Broad, 1925, pp.53,43)⁵, também Jaegwon Kim podia perguntar-se, em 1998:

Como se relacionam as propriedades características de um certo nível de organização com as propriedades dos seus níveis de organização adjacentes – em particular, com os níveis inferiores? Como se relacionam as propriedades biológicas (‘vitais’) com as propriedades físico-químicas? Como se relacionam a consciência e a intencionalidade com as propriedades biológicas/físicas? Como se relacionam os fenômenos sociais, característicos de grupos sociais, com os fenômenos que envolvem os seus membros individuais? (Kim, 1998, p.16)⁶.

As relações entre estes diferentes níveis de organização da realidade, bem como entre os domínios materiais e conceptuais das disciplinas científicas

⁴ Para uma apresentação sintética da actual problemática da emergência, *vide* Stephen (1999); Garson (2006); e Humphreys (2006).

⁵ «Are the differences between merely physical, chemical, and vital behavior ultimate and irreducible or not?» (Broad, 1925: 53), or: «Are the apparently different kinds of material objects irreducibly different?» (*Idem*, p.43).

⁶ «How are the characteristic properties of a given level related to the properties at the adjacent levels – in particular, to those at the lower levels? How are biological (“vital”) properties related to physicochemical properties? How are consciousness and intentionality related to biological/physical properties? How are social phenomena, phenomena characteristic of social groups, related to phenomena involving individual members?» (Kim, 1998, p.16).

que os estudam, não esgotam, todavia, o horizonte desta problemática. Muito embora uma particular atenção tenha sido inicialmente atribuída às relações entre a Física, a Química, a Biologia e a Psicologia, a breve trecho perceber-se-ia que as mesmas questões podiam ser colocadas a respeito de fenómenos e processos ocorrentes no *interior* de cada um desses níveis. Daí o debate contemporâneo sobre a problemática da emergência no seio da própria Física (na transição do domínio quântico para a macrofísica, por exemplo), na Biologia (do desenvolvimento e da evolução), e nas próprias Ciências Sociais e Humanas (e.g., Dumouchel & Dupuy, 1983; Archer, 1995; Feltz et al., 1999; Sawyer, 2005; Bedau & Humphreys, 2008; Corradini & O'Connor, 2010; Humphreys, 2016).

Seja como for, se a noção de emergência adquiriu uma importância incontornável na filosofia e na epistemologia das ciências, isso só se explica pelo facto de a teoria a si associada ter sido, desde o início, definida por oposição a certas noções de *redução* e de *explicação*, enquanto tipos de relações entre *partes* e *todos*, como entidades pertencentes a diferentes níveis de organização e a diferentes estádios de formação da realidade. Mas que noções de redução e de explicação pode uma teoria de emergência rejeitar sem, do mesmo passo, cair na mera reivindicação de limites epistemológicos historicamente variáveis ou, mesmo, intransponíveis? Ou seja, em que medida e em que termos poderá a noção de emergência ontológica constituir ou fundar uma teoria *epistemologicamente positiva e consequente*?

Como é bom de ver, a resposta a esta questão dependerá da possibilidade de se propor uma definição simultaneamente naturalista e não trivial de emergência, assim como uma caracterização precisa das noções de redução e de explicação a que essa noção de emergência se opõe – mostrando, ao mesmo tempo, que noções *alternativas* de explicação e de redução podem ser defendidas.

Ora, a noção consensualmente aceite de emergência veicula a ideia de que (i) apesar de todos os fenómenos emergentes serem constituídos por, e gerados a partir de, um certo conjunto de entidades e processos prévios ou subjacentes, (ii) qualquer fenómeno emergente é irreduzível ou autónomo relativamente a esse mesmo conjunto de entidades e processos⁷.

⁷ Por exemplo: «(1) Emergent phenomena are somehow constituted by, and generated from, underlying processes; (2) Emergent phenomena are somehow autonomous from underlying processes» (Bedau, 1997, p.376); «Emergence is, broadly speaking, the view that there are features of the world – objects, properties, laws, perhaps other things – that are manifested as a result of the existence of other, usually more basic, entities but that cannot be completely reduced to those

Como atribuir um sentido concreto e coerente a esta noção abstracta e aparentemente inconsistente de emergência?

A nossa proposta é definir a noção ontológica de emergência como uma *dupla relação* de *dependência* e *independência* de um sistema face às entidades que são, ou serão no futuro, suas partes, em função das suas respectivas propriedades e capacidades causais associadas.

Esta dupla relação de dependência e independência pode ganhar um conteúdo preciso se formulada nos seguintes termos: uma propriedade de um sistema é dependente e independente das propriedades das entidades que são, ou serão, suas partes se, e somente se, as propriedades das partes constituírem *condições necessárias*, mas *não suficientes*, para a formação e persistência da propriedade desse sistema. Em suma, há emergência quando as entidades que são, ou serão, partes de um sistema se constituem como *causas* apenas *parciais* das propriedades e das capacidades causais do seu sistema.

Por fim, pese embora esta noção de emergência faça apelo a uma dupla relação entre atributos contrários (dependência/independência), ela não constitui uma contradição, na medida em que ela põe em confronto as mesmas entidades (i.e., os sistemas e as suas partes),

i) ora em diferentes *momentos temporais* – como é caso da emergência concebida como processo diacrónico;

ii) ora ao mesmo tempo, mas sob diferentes *aspectos* ou *dimensões* – como sucede quando a emergência é pensada em termos sincrónicos.

Assim concebida, esta noção geral de emergência encontra-se habilitada para dar conta de dois tipos de emergência frequentemente invocados na literatura científica: emergência diacrónica e emergência sincrónica.

Mais ainda: esta noção de emergência reconhece como condição ontológica necessária para a produção de todos os sistemas emergentes a existência de certos tipos de entidades que, em níveis inferiores de organização, precedem (como futuras partes) e subjazem (como partes actuais) tais sistemas. Consequentemente, a explicação de um qualquer sistema emergente tem de fazer necessariamente referência às propriedades e às relações entre tais entidades prévias e subjacentes. O contraste com as perspectivas tipicamente holísticas é, assim, evidente.

A questão decisiva é saber se a natureza *intrínseca* de cada uma dessas entidades prévias ou subjacentes é, *em si e por si mesma, suficiente* para produzir, determinar e explicar todas as propriedades que os seus sistemas instanciam

ou instanciarão; ou se estes sistemas apenas são produzidos, determinados e explicáveis por propriedades e capacidades causais que essas entidades somente manifestam *em virtude*, e *através*, das *relações estruturais* que definem e regulam esses mesmos sistemas.

Como veremos, a resposta a esta questão permitirá distinguir a noção relacional de emergência e a doutrina micro-reducionista.

Em suma, a noção de emergência aqui proposta distingue-se, quer do tradicional *micro-reduccionismo*, como forma de redução ‘unidireccional’ e ‘hegemónica’ de todos os sistemas às suas partes, como entidades ontologicamente independentes e auto-suficientes⁸; quer do diametralmente oposto *macro-reduccionismo*, como forma holística de redução ‘unidireccional’ e ‘hegemónica’ de todas as entidades individuais, enquanto partes, aos seus todos, como realidades auto-fundadas. A noção de emergência é aqui equacionada como um terceiro tipo de resposta – *relacional* – face às metafísicas atomista e holista.

Ora, dado que o micro-reduccionismo se apresenta como a perspectiva dominante, senão mesmo ‘paradigmática’ (no sentido kuhniano do termo), na metafísica da ciência contemporânea, será por oposição a essa doutrina que uma qualquer teoria da emergência terá de começar por definir a sua identidade teórica diferenciadora. Como veremos, cada um dos tipos de emergência que a seguir distinguiremos – ontológico e epistemológico, diacrónico e sincrónico – implica o fracasso de um tipo particular de micro-reduccionismo: micro-determinismo diacrónico (como uma forma de pré-determinismo ou pré-formacionismo), micro-determinismo sincrónico, micro-previsibilidade e micro-explicação.

2.1 Micro-reduccionismo

Se a noção de emergência se define por uma dupla relação de dependência e independência entre propriedades de sistemas e propriedades das suas partes, é obrigatório precisar que propriedades das partes devemos nós ter como termo de referência para avaliar tais relações. Como lucidamente observou Carl Hempel, «a ocorrência de uma característica pode ser emergente relativamente a uma classe de atributos, e não emergente relativamente a outra classe» (Hempel 1965, p.260).

⁸ A natureza ‘unidireccional’ e ‘hegemónica’ do micro-determinismo ontológico é bem analisada por Hüttemann (2004, pp.62-63,78-82).

A nosso ver, só poderemos avaliar a natureza emergente, ou não emergente, de uma propriedade de um sistema face às propriedades das suas partes, se por propriedades das partes entendermos as propriedades que as partes instanciam ou manifestam *independentemente* das relações que elas desenvolvem na estrutura desse mesmo sistema.

A razão parece-nos evidente. Quão *micro*-determinada poderá ser uma propriedade de um sistema, quando as propriedades das partes relevantes para a sua produção apenas são manifestadas em virtude, ou como efeito, das relações estruturais desse sistema? Quão *micro*-explicativa poderá ser a explicação de uma propriedade de um sistema, quando as propriedades das partes a que uma tal explicação precisa de recorrer apenas são explicáveis pelas relações estruturais que definem esse mesmo sistema?

Em tal tipo de casos não se justifica a relação *unidireccional e hegemónica* de determinação que define a doutrina do micro-determinismo, nem se justifica a relação *unilateral* de explicação que a noção de micro-explicação implica. Com efeito, a noção de micro-explicação supõe que qualquer propriedade de um sistema é redutível (se não prática, pelo menos por princípio) a certas relações ou leis de composição associáveis às propriedades intrínsecas das suas partes individuais e às suas micro-leis. Esta é, justamente, a definição clássica de micro-reducionismo sob a forma de uma teoria da explicação (Garson 2006, p.230; Hüttemann, 2004. pp.34-35; Hüttemann & Love, 2016, p.416).

O postulado metafísico da independência e auto-suficiência das partes, tidas como entidades atómicas qualitativamente imutáveis, funda, assim, a legitimidade epistemológica de um estudo das partes como sistemas isolados e integralmente determináveis em função de um conjunto de propriedades absolutamente intrínsecas⁹. Assim se compreende que Oppenheim e Putnam tenham associado o «micro-reducionismo» à «tendência democriteana» de «tentar explicar, tanto quanto possível, fenómenos aparentemente diversos em função de partes qualitativamente idênticas e das suas relações espaço-temporais», bem como à «possibilidade de todas as ciências serem, um dia, reduzidas à microfísica» (Oppenheim & Putnam, 1958, pp.16 e 21).

Esta mundividência é bem exemplificada nas hodiernas metafísicas de

⁹ Como Kim afirma, «it is useful to think of mereological supervenience and microdeterminism as constituting the metaphysical basis of the method of micro-reduction and micro-explanation. By this I mean that the metaphysical doctrine rationalizes our micro-reductive proclivities by legitimizing micro-reduction as a paradigm of scientific understanding and helping to explain why the micro-reductive method works as well it does» (Kim 1993, p.102).

filósofos como W. Quine¹⁰, David Lewis ou Jaegwon Kim. Seja em função de uma simples «distribuição» ou de um «vasto mosaico» de qualidades locais atômicas e suas «relações espaço-temporais puramente externas» (Lewis, 1986, pp.ix-x; 1994, p.473; Lewis, 1994, p.473), ou em função de conjuntos de propriedades em diferentes modos de agregação, como distintas somas mereológicas, toda a realidade natural deverá poder ser explicada e reduzida à luz de tais entidades elementares, auto-suficientes e qualitativamente imutáveis, à imagem e semelhança da «doutrina atomista democriteana» (Kim, 1993, p.102; Kim, 1998, p.18).

Por isso é que só se pode estabelecer uma micro-explicação por referência a cenários *contrafactuais*: ela refere-se ao modo «como os componentes se comportariam se estivessem isolados», e não ao modo «como as partes que integram um todo se comportam enquanto estão nesse todo» (Hüttemann, 2004, pp.35,62). Daí o paradigmático tipo de estudo, em Física, de sistemas isolados, ou do uso disseminado dos conhecidos princípios de sobreposição linear (de forças, de velocidades, ou de ondas).

Esta associação do micro-reducionismo com os princípios de sobreposição linear ou com os modelos de composição aditiva foi, aliás, claramente reconhecida por alguns emergentistas britânicos dos finais do século XIX. A resposta destes emergentistas consistiu, por isso, na invocação de uma certa classe de relações ditas *não-aditivas*. Recuperando uma distinção originalmente elaborada por John Stuart Mill entre dois diferentes tipos de relação entre causas e efeitos, os emergentistas viriam a acolher uma distinção fundamental entre propriedades ‘resultantes’ e ‘emergentes’ (G. H. Lewes, 1875, pp.412-413).

O significado desta distinção foi por Mill definido num contexto preciso – a saber: nos casos «em que diversos agentes, ou causas, concorrem como condições na produção de um mesmo efeito» (Mill, 1974 [1843], p.370). Neste tipo de casos podem ocorrer «dois diferentes modos de acção conjunta das causas»: o efeito conjunto de diversas causas tanto pode ser *idêntico* à soma dos seus efeitos separados, como *diferente* dessa soma. No segundo

¹⁰ «(...) the business of physics (...) is the discovery of the ultimate constituents of the world and their regularities. Other sciences that are likewise concerned to discover regularities in the world are for the most part not derivable from physics, but only because their objects are excessively complex aggregates of physical constituents. Their regularities have to be discovered afresh rather than just being computed from the behavior of the ultimate physical constituents. They are not reducible to physics in polynomial time, as the computer people would say. But the behavior of these gross objects is nevertheless the *sum* of the behavior of the ultimate physical constituents, however incalculable. This is the sense in which physics is basic» (Quine, 2008 [1986], p.166).

caso, verificar-se-á o fracasso do ‘princípio da composição das causas’, por analogia com o clássico princípio da ‘composição das forças’ (Mill, 1974 [1843], p.371).

Assim se compreende que uma propriedade emergente de um sistema pudesse vir a ser interpretada como o produto de um conjunto de interacções não-lineares entre as partes desse sistema¹¹. O factor distintivo de uma interacção ontologicamente linear é a não determinação recíproca dos termos em relação. Por isso é que o efeito conjunto de diferentes causas pode ser concebido como a soma das acções independentes dessas causas, ou, ainda, como a soma dos efeitos que essas causas teriam se actuassem separadamente umas das outras (Nicolis & Prigogine, 1989, p.59)¹².

Uma das mais esclarecidas caracterizações dos pressupostos metafísicos atomistas do mecanicismo clássico foi, sem dúvida, formulada por David Bohm, no seu clássico trabalho *Causality and Chance in Modern Physics*:

a característica mais distintiva do mecanicismo (...) [é] reduzir tudo quanto existe no universo, de uma forma perfeita e integral, a mudanças puramente quantitativas num número mínimo de entidades básicas (...) que, em si mesmas, nunca mudam *qualitativamente*. [Com efeito], neste quadro de pensamento, ao nível mais básico da realidade, as únicas mudanças encaradas como possíveis são mudanças quantitativas nos parâmetros ou nas funções (...), ao passo que mudanças qualitativas fundamentais nos modos de ser das entidades mais básicas não são consideradas como possíveis. A essência da posição mecanicista radica, assim, na assunção de qualidades básicas *fixas*, o que significa que as próprias leis poderão ser reduzidas, em última instância, a relações puramente quantitativas¹³.

¹¹ Como escreveu Lloyd Morgan, «[t]he essential feature of a mechanical – or, if it be preferred, a mechanistic – interpretation is that it is in terms of resultant effects only, calculable by algebraic summation. It ignores the something more that must be accepted as emergent» (Morgan 1923, p.8). Cf. também Lewes (1875, pp.413-414); Silberstein & McGeever 1999; Bechtel & Richardson 2010.

¹² «In a linear system the ultimate effect of the combined action of two different causes is merely the superposition of the effects of each cause taken individually. Mathematically, the signature of a nonlinear system is the breakdown of the superposition principle which states that the sum of two solutions of the equation(s) describing the system is again a solution. The physical consequence is that in a nonlinear system adding a small cause to one that is already present can induce dramatic effects that have no common measure with the amplitude of the cause. That is in a nonlinear system the behavior of the whole is different than the sum of the behavior of its parts» (Nicolis & Prigogine, 1989, p.59).

¹³ «the most essential and characteristic feature of mechanism (...) [is] to reduce everything in the whole universe completely and perfectly to purely quantitative changes in a few basic kinds of entities (...), which themselves never change qualitatively». [Indeed,] «[a]t bottom, the only changes that are regarded as possible within this scheme are quantitative changes in the parameters or functions (...), while fundamental qualitative changes in the modes of being of the basic

Eis-nos, pois, diante do desafio fundamental suscitado pelo confronto entre a teoria da emergência ontológica e a doutrina micro-reducionista atomista. Devemos nós assumir que todos os níveis de organização da realidade são redutíveis, *nível por nível*, até às leis e às propriedades do domínio físico tido como último? Ou devemos, pelo contrário, reconhecer que certos níveis de organização, muito embora necessariamente dependentes dos níveis de organização subjacentes, podem adquirir um grau relativo de autonomia ontológica (qualitativa e causal) e epistemológica?

Com efeito, qualquer que seja a resposta, importa não perder de vista que rejeitar o micro-reducionismo não equivale, por si só, a negar a *unidade fundamental da realidade*. Como bem observou o biofísico Henri Atlan, «o único fisicalismo possível – relativamente trivial, muito embora não destituído de significado – reconhece que uma organização de um nível superior não pode ser uma organização qualquer, tendo em conta os constrangimentos impostos pelas leis físicas que regem localmente, e por espécimes, a matéria» constitutiva de qualquer estrutura a um nível superior de organização (Atlan, 1993, p.50). Nesta óptica, os níveis historicamente anteriores e hierarquicamente inferiores de organização definem, fundamentalmente, o *domínio dos possíveis* dos níveis historicamente posteriores e hierarquicamente superiores de organização.

2.2 Uma ontologia relacional dinâmica

Se, como vimos, o micro-reducionismo apenas se impõe como inevitável, na medida em que se aceite a doutrina essencialista da metafísica atomista, a única alternativa para se equacionar, em termos naturalistas, a ocorrência de fenómenos objectivamente emergentes será recusar, justamente, o pressuposto metafísico de que todas as entidades naturais são dotadas de um conjunto imutável de propriedades e de capacidades causais intrinsecamente fixadas e pré-determinadas (Silberstein & McGeever, 1999; Humphreys, 2016). Numa tal perspectiva, é claro que qualquer sistema pode ser derivado como um mero subproduto de uma qualquer combinação operada a partir de um mesmo conjunto de propriedades e leis associadas às suas partes elementares.

entities and in the forms in which the basic laws are to be expressed are not regarded as possible. Thus, the essence of the mechanistic position lies in its assumption of fixed basic qualities, which means that the laws themselves will finally reduce to purely quantitative relationships» (Bohm, 1984 [1957], pp.47,131).

A alternativa naturalista a esta metafísica pode ser, a nosso ver, representada por uma *ontologia relacional dinâmica*, de acordo com a qual a identidade qualitativa e causal de qualquer entidade, bem como as suas condições de existência e de persistência, apenas são concebíveis e explicáveis como realidades *construídas* e *transformáveis* pelas suas relações endógenas e exógenas, incluindo as desenvolvidas no contexto de estruturas relacionais em níveis superiores de organização (Santos, G., 2015b).

A construção relacional de cada entidade individual, incidirá, nesta óptica, quer ao nível da sua identidade *actual* – i.e., no conjunto das propriedades e das capacidades causais que nela se encontram efectivamente actualizadas –, quer ao nível da sua identidade *potencial* – i.e., no conjunto das propriedades e das capacidades causais que nela são susceptíveis de virem a ser actualizadas. Desta forma evitar-se-ão duas formas de essencialismo e pré-determinismo: de actualidades e de potencialidades. Nem a biografia actual de cada entidade se encontra pré-determinada, pela simples razão de que cada actualização estará sempre dependente das relações que essa entidade venha a estabelecer no curso da sua evolução, nem nenhuma entidade estará limitada, *ab initio*, a um número fixo de potencialidades, já que cada actualização poderá servir de base à aquisição de novas potencialidades.

Por esta razão, julgamos que este relacionismo dinâmico vai ao encontro da perspectiva geral subjacente ao ‘*interaccionismo construtivista*’ proposto por Susan Oyama (2000), no contexto da sua abordagem do desenvolvimento e da evolução biológicos e cognitivos, à luz da chamada ‘teoria dos sistemas em desenvolvimento’ (Santos, G., 2015, pp.439-442; Santos, G., 2016).

Por outro lado, estamos em crer que esta mesma perspectiva ontológica poderá ser formulada nos termos *disposicionalistas* com que Borghini e Williams (2008) reelaboraram o *actualismo modal* – designadamente, ao poder explicar-se, no quadro desta teoria, a *possibilidade* das entidades ganharem novas potencialidades no curso de um devir ‘ramificado’¹⁴.

¹⁴ Neste novo actualismo modal é introduzida uma diferença fundamental entre disposições de ‘primeiro grau’ e disposições de ‘grau superior’, sendo estas últimas definidas como «dispositions for the having of further dispositions» (Borghini & Williams, 2008: 30, n.21). Assim, «[w]e give the name *first-degree dispositions* to those dispositions that an entity (or a collectivity of entities) is able to manifest simply if the right environmental conditions present themselves (that is: without the entity, in turn, having to change). We give the name *second-degree dispositions* to those dispositions that an entity is able to manifest if and only if a first-degree disposition manifests itself; we give the name *n + 1 degree dispositions* to those dispositions which an entity is able to manifest if and only if an *n* degree disposition manifests itself» (Borghini, 2016, p.170). Nesta medida, «if manifested,

Como quer que seja, a mais importante consequência que a adoção desta ontologia relacional dinâmica acarreta para o contemporâneo debate sobre o micro-reducionismo é a necessidade de redefinirmos a própria natureza da chamada ‘microestrutura’ ou do ‘micro-nível’ de organização de um dado sistema.

A microestrutura de um sistema refere o conjunto das propriedades e das relações locais (diádicas ou poliádicas) das partes constituintes de um sistema. Assim sendo, a questão que o uso da noção-prefixo ‘micro’ suscita é saber como concebemos as próprias partes de um sistema. A microestrutura de um sistema designa um domínio de partes com propriedades pré-fixadas, independentes e anteriores às suas relações num qualquer sistema?; ou designa um domínio de entidades susceptíveis de serem modificadas por tais relações sistémicas (Santos, G. 2015a)? Sem se explicitar a forma como se concebem as entidades constitutivas da microestrutura de um sistema, afirmações de micro-reducionismo são vagas e, sobretudo, equívocas. Com efeito, quão *micro*-determinada ou *micro*-explicável pode ser uma propriedade de um sistema, quando as propriedades das partes relevantes para a produção dessa propriedade sistémica são, elas mesmas, *determinadas* pelas relações estruturais desse sistema?

Neste tipo de casos já não tem qualquer sentido falar-se em micro-redução, porque o nível tido como base da redução é, ele mesmo, parcialmente determinado pelo nível superior de organização relacional do sistema que se pretendia reduzir. Nestes casos não é já sustentável a noção de uma micro-determinação (unidireccional e hegemónica) das propriedades de um sistema pelas propriedades das suas partes concebidas *in abstracto*, i.e., como sistemas independentes, isolados e auto-suficientes. Pelo contrário, as partes têm de ser concebidas *in situ*, i.e., como entidades parcialmente determinadas pela sua integração concreta na estrutura relacional e dinâmica dos seus sistemas. Em tais casos há que reconhecer-se, por conseguinte, uma relação

each disposition brings into being the existence of other dispositions. In other words: with the passage of time, the entities of the world manifest some of their dispositions, from which more and more dispositions arise» (Borghini, 2016: 170). Daí a noção de um devir ramificado: «[e] very dispositional property then is a central point from which various dispositions radiate. At the end of each of those disposition ‘branches’ is some state of affairs that is the manifestation of the disposition. Some of these manifestations will be voids or empty space (as might happen when two objects collide and annihilate each other), but most will be some object or objects in such and such an arrangement, each in possession of various dispositional properties. The dispositional properties will in turn support a series of branching dispositions, each for some manifestation, and so on» (Borghini & Williams, 2008, pp.31-32).

de *co-determinação parcial e recíproca* entre as partes e a estrutura relacional dos seus sistemas.

Dito isto, importa ressaltar que, como é óbvio, nem todas as relações transformam qualitativamente os seus relata, pese embora muitas mudanças quantitativas possam desencadear mudanças qualitativas, através dos conhecidos ‘efeitos de limiar’ (*threshold effects*). Por outro lado, nem todas as propriedades sistémicas são, por essa razão apenas, propriedades emergentes, muito embora seja possível distinguir diferentes tipos e graus de emergência. Procuremos desenvolver alguns elementos necessários para uma melhor ponderação destas distinções.

2.3 Sistemas, estruturas e propriedades

Se a noção de emergência se define como um tipo de relação entre um todo e as suas partes, é importante começarmos por caracterizar as noções de sistema e de estrutura que aqui iremos adoptar.

Por *sistema* entendemos um grupo de entidades, de tal forma relacionadas que elas podem ser concebidas como partes próprias de um mesmo todo comum. Nesta óptica, qualquer sistema (ao contrário de um simples agregado, conjunto, coleção ou soma mereológica arbitrária) é analisável em duas dimensões distintas:

- i) dimensão *composicional*, a saber: o conjunto das suas partes, incluindo possíveis subestruturas, com as suas respectivas propriedades e relações locais (diádicas e poliádicas); e
- ii) dimensão *estrutural*, a saber: a forma como as partes e as suas diferentes relações locais (espaciais, temporais, causais, etc.) estão globalmente relacionadas¹⁵.

¹⁵ De acordo com Pierre Delattre (1971, pp.15-16), a noção de ‘*sistema*’ compreende a natureza e o número dos seus elementos, bem como a natureza e a grandeza das funções de interacção. A noção de ‘*estrutura*’ refere apenas a natureza e as situações relativas das funções de interacção face aos elementos do sistema. Stewart Shapiro propõe as seguintes caracterizações: «I define a *system* to be a collection of objects with certain relations. An extended family is a system of people with blood and marital relationships, a chess configuration is a system of pieces under spatial and ‘possible move’ relationships, a symphony is a system of tones under temporal and harmonic relationships, and a baseball defense is a collection of people with on-field spatial and ‘defensive-role’ relations. A *structure* is the abstract form of a system, highlighting the interrelationships among the objects, and ignoring any features of them that do not affect how they relate to other objects in the system» (Shapiro, 1997, pp.73-74). Para uma caracterização sistemática da noção de ‘*estrutura*’ e para uma análise das suas aplicações nas diversas ciências (formais, naturais, e sociais e humanas), *vide* Piaget 1970a.

Uma estrutura diz, assim, respeito à organização global que, abstraída do conjunto das partes, funda a *existência* e a *identidade* de um sistema como um todo unificado e, por essa via, como uma entidade individual por direito próprio.

Em função da existência ou inexistência de uma estrutura determinada e da própria natureza que uma estrutura pode deter, é possível distinguir entre três tipos de compostos: *agregados* (ou sistemas agregativos), *sistemas de componentes*, e *sistemas integrados* (seguindo a terminologia de Bechtel & Richardson, 2010).

1. Um agregado é um composto cuja existência e identidade não dependem de uma qualquer estrutura ou forma de organização particular das suas partes. Neste sentido, uma propriedade agregativa é uma propriedade que um sistema possui como um produto meramente quantitativo ou estatístico das propriedades das suas partes (Levins, 2017 [1970], pp.75-76). As propriedades associadas às leis físicas de conservação, como massa, energia, carga eléctrica, ou momentum, são exemplos paradigmáticos deste tipo de propriedades, se bem que possamos incluir também outras quantidades, desde que definíveis, exclusivamente, em termos das primeiras (Auyang, 1999, pp.175-176; Wimsatt, 2017, pp.175,286,303-304). Ora, como as propriedades agregativas não são produtos de uma qualquer organização específica das propriedades das suas partes, nem representam, por isso, uma qualquer diferença qualitativa relativamente a essas propriedades de base, pode dizer-se que todos os agregados ‘herdam’ as suas propriedades das suas partes, ou que as suas capacidades causais são apenas ‘conjuntos’ ou ‘subconjuntos’ das capacidades causais das suas partes (Kim, 1998, pp.54-55,110-111,116; Wilson, 2015), ou, ainda, que as suas propriedades são literalmente ‘realizadas’ pelas propriedades individuais das suas partes (Gillett, 2016, pp.67,89). Em suma: só nestes casos é que se justifica um genuíno micro-determinismo ontológico¹⁶.

Mesmo quando não devidamente ponderada quanto ao seu significado e alcance ontológicos, esta distinção entre agregados e sistemas organizados é

¹⁶ Como já Richard Levins alertava, «the evolved systems, the composed systems, and the aggregate systems, are obviously sufficiently different so that we must proceed with great caution in attempting to transfer ideas from one to another» (Levins, 2017 [1970], p.76). Aplica-se, neste contexto, a pertinente observação de Wimsatt: «a major confusion in discussions of reductionism arise from a conflation of what Levins distinguishes as ‘aggregate’ and ‘engineered’ [= ‘composed’] systems» (Wimsatt 2006, p.669).

pacificamente reconhecida. A distinção que agora merecerá a nossa atenção é aquela que se introduz no próprio universo dos sistemas organizados.

As análises de E. Nagel, N. Rescher e P. Oppenheim, H. Simon, R. Levins, P. Simons, W. Wimsatt, W. Bechtel e R. Richardson servir-nos-ão de referência. Não obstante as diferentes interpretações destes filósofos (na razão directa dos seus pressupostos e das suas intenções teóricas), é possível delas extrair uma distinção suficientemente clara entre dois tipos de sistemas, tomados como pólos extremos num natural *continuum* de casos intermédios.

2. Em primeiro lugar, temos os ‘sistemas de componentes’, ou seja, sistemas cujas estruturas compreendem relações essencialmente *combinatórias*. Estes são sistemas nos quais as relações mantêm essencialmente inalteradas as naturezas qualitativas e causais das suas partes. Assim se explica a relação de independência das partes relativamente às estruturas relacionais que definem estes sistemas ditos ‘quase-decomponíveis’ (Simon), ou simples ‘sistemas compostos’ (Levins 2017 [1970]).

Como é bom de ver, um tal fenómeno só é explicável pelo facto das «relações endógenas das partes componentes [serem], geralmente, mais fortes do que as relações entre as próprias partes» (Simon 1962, p.477). Ou seja, nestes sistemas, o «comportamento das partes é intrinsecamente determinado» (Bechtel & Richardson 2010, p.26). Isto significa que a interacção das partes não afecta de forma relevante as próprias partes, nem as modificações por elas sofridas têm um papel relevante na produção e explicação das propriedades dos seus sistemas.

Por outro lado, dado que as partes interagem de forma sequencial e linear, é possível conceber as partes como sistemas isolados, e determinar separadamente as contribuições causais de cada uma delas para o comportamento global dos seus sistemas (Simon, 1962, p.474; Levins, 2017 [1970], p.76; Bechtel & Richardson, 2010, pp.199,202).

Uma propriedade estrutural de um ‘sistema de componentes’ é, assim, definível como uma propriedade que o sistema detém como um produto de certas relações estruturais entre propriedades *intrínsecas* ou *independentes* das suas partes.

Considere-se o exemplo de um circuito eléctrico. As propriedades deste sistema são determinadas pela forma específica como as suas partes (fios condutores, condensadores, transístores, interruptores, etc.) estão relacionadas. Elas não são concebíveis como produtos meramente quantitativos ou estatísticos das propriedades dos seus componentes. Porém, as propriedades

e as contribuições causais das partes podem ser especificadas de forma *independente*, já que nenhuma parte afecta «o tipo de resposta» das restantes partes, mas tão-somente «a forma como cada sinal é processado e atravessa cada uma delas» (Levins, 2017 [1970], p.76).

3. Por fim, temos os ‘sistemas integrados’, ou seja, sistemas cujas estruturas compreendem relações fundamentalmente *construtivas* – sejam estas concebidas de um ponto de vista diacrónico (como relações de *transformação*), ou de um ponto de vista sincrónico (como relações de *interdependência*). Estes compostos são sistemas nos quais as relações literalmente constroem as identidades estruturais ou qualitativas, e causais, ou funcionais, das suas partes¹⁷.

Pelo facto de manifestarem uma relação de interdependência estrutural e/ou funcional entre as suas partes, estes sistemas foram chamados ‘todos orgânicos’ ou ‘funcionais’ (Nagel, 1952), ‘sistemas de dependência’ ou ‘sistemas complexos’ (Rescher & Oppenheim, 1955), ‘sistemas evolutivos’ (Levins, 2017 [1970]), e ‘todos/sistemas integrados’ (Simons, 1987, pp.324-360; Mahner & Bunge, 1997; Bechtel & Richardson, 2010).

Mesmo Ernest Nagel – não obstante a sua intransigente defesa de um reducionismo de teorias, e, conseqüentemente, de uma possível análise ‘aditiva’ de todos os tipos de sistemas – não hesitou em reconhecer que «não há qualquer dúvida que existem muitos sistemas [físicos, químicos, biológicos e psicológicos], cujas partes constituintes se encontram ‘internamente’ relacionadas, no sentido em que esses constituintes se encontram em relações de interdependência causal recíproca» (Nagel, 1952, p.27).

A nosso ver, é no facto de certas entidades se desenvolverem (agirem e interagirem) no contexto de *estruturas específicas de relações construtivas* que podemos encontrar a causa e a explicação dessa interdependência mútua, ou ‘relação interna’, entre tais entidades *qua* partes de um sistema – seja ao nível das suas *identidades* (actuais e potenciais), seja ao nível das suas próprias *existências*, como é o caso das entidades que só nascem, persistem e evoluem

¹⁷ Mahner e Bunge (1997, p.26) referem-se a este tipo de relações como ‘*bonding relations*’. Lewontin (1982, 1983, 2000); Rose (1997, pp.172,153); Oyama (2000a, 2000b) e, de uma forma geral, a ‘teoria dos sistemas em desenvolvimento’ (Oyama, Griffiths, Gray ed. 2001), adoptaram as noções de ‘*construction*’ e de ‘*constructive interactions*’ – termos cujo uso sistemático remonta aos trabalhos de Piaget (e.g., 1970b) – para caracterizar a natureza das relações ‘partes/todos’ e ‘causas/efeitos’ nos processos biológicos subjacentes ao desenvolvimento e à evolução. Daí, a sua oposição, quer ao pré-formacionismo genético, quer à concepção da evolução centrada numa perspectiva fundamentalmente adaptacionista.

enquanto partes de certos ‘sistemas evolutivos’, i.e., de sistemas nos quais «os subsistemas componentes evoluíram conjuntamente» (Levins, 2017 [1970], p.76).

Com efeito, se cada entidade se encontra continuamente envolvida, directa e indirectamente, em diferentes tipos de relações no seio de um mesmo sistema, e se as relações não actuam de forma independente umas das outras, nem modificam separadamente cada um dos seus relata, segue-se que a identidade individual de qualquer entidade será relacionalmente construída pela própria *estrutura* (organização) específica dos diferentes tipos de relações intra-sistémicas (relações espaciais, relações temporais, relações causais, etc.). Daí o sentido em reconhecer-se a existência de uma *causalidade estrutural* a par de uma causalidade de natureza *composicional*, associável à natureza específica das partes (como causas materiais) e às suas interacções mecânicas e locais (como causas eficientes). Na verdade, nestes sistemas – ditos orgânicos, de dependência, ou integrados –, as relações não vêm *uma a uma* afectar, à vez, cada uma das suas partes. As partes, tal como as suas relações, formam-se, actuam e desenvolvem-se conjuntamente numa rede estruturada de interdependências sistémicas¹⁸.

Dada a organização *cíclica* (não-sequencial) deste tipo de sistemas e a natureza *não-linear* das interacções causais das suas partes – com as exemplificadas nos conhecidos processos de retroacção –, nenhuma parte pode ser explicada de forma independente, como entidade idealmente separada ou isolada. Por outro lado, as propriedades e os comportamentos do sistema só são explicáveis como produtos dessa estrutura de interacções modificadoras entre as suas partes. Com efeito, «as não-linearidades que afectam as operações componentes [das partes] devem afectar, por seu turno, o comportamento do sistema», tomado como um todo (Bechtel & Richardson, 2010, p.xlvi). Em cada sistema integrado, as relações constroem e determinam, literalmente, a natureza qualitativa, causal, ou funcional das suas partes. Por isso é que os sistemas integrados são apenas ‘*minimamente* decomponíveis’ (Bechtel & Richardson, 2010, p.27): às suas partes não é possível atribuir funções «independentes» ou «isoláveis» (*Idem*, p.31).

¹⁸ Só este tipo de causalidade estrutural poderá, a nosso ver, fundamentar ontologicamente uma noção de emergência em função da ocorrência de propriedades *relacionais* ao nível das partes de um sistema, como Silberstein e McGeever, por exemplo, propuseram: «Ontologically emergent features are features of systems or wholes that possess causal capacities not reducible to any of the intrinsic causal capacities of the parts nor to any of the (reducible) relations between the parts» (Silberstein & McGeever, 1999, p.186).

Uma propriedade estrutural de um ‘sistema integrado’ é, assim, definível como uma propriedade que um sistema detém como um produto estrutural (organizacional) de certas relações construtivas entre propriedades ou capacidades causais que as suas partes só adquiriram ou manifestam em virtude, e através, da estrutura relacional que define e regula esse mesmo sistema.

Como exemplo de um tal tipo de propriedades sistémicas é possível dar inúmeras características fenotípicas de células eucarióticas, porquanto produzidas por certas estruturas de interações recursivas entre propriedades e capacidades causais que as suas moléculas e macromoléculas só manifestam em virtude, e através, das próprias relações estruturais que definem e regulam o sistema a que chamamos célula (Atlan & Koppel, 1990; Strohman, 1997; Atlan, 1999; Lewontin, 2000; Cohen & Atlan, 2006). A mesma situação pode ser observada nos processos de endossimbiose e na formação das células eucarióticas fotossintéticas que, mais adiante, iremos analisar.

3. Emergências diacrónica e sincrónica

Com base nesta distinção entre diferentes tipos de sistemas e suas propriedades características é possível, a nosso ver, propor uma *concepção relacional unificada* das noções diacrónica e sincrónica de emergência, à luz de uma dupla relação de dependência (sob a forma de condições necessárias) e de independência (sob a forma de condições não suficientes) entre certas propriedades de sistemas e as propriedades das entidades que são, ou serão, suas partes.

3.1 Emergência diacrónica

A noção de emergência diacrónica aplica-se à ocorrência de uma nova propriedade estrutural (P) – de um sistema já previamente existente, ou de um novo sistema (S) –, a partir de um processo de relações transformativas entre as entidades (E) que já eram, ou viriam a ser depois, partes próprias de S .

Assim, a instanciação de P por S em t^* é diacronicamente emergente relativamente às propriedades das entidades E em t , se, e somente se,

i) a instanciação de P por S em t^* depende (a) de algumas propriedades instanciadas em t pelas entidades E ; bem como (b) das relações causais e/ou nomológicas que entre tais propriedades se estabeleceram entre t e t^* ;

ii) mas as condições (a-b) não são condições necessárias e suficientes para a instanciação de P ; por outras palavras, as condições (a-b) configuram-se

como *causas apenas parciais* da instanciação de P por S em t^* .

A emergência diacrónica de P não é, todavia, misteriosa. Ela explica-se pelo facto das entidades E terem sido sujeitas a certas *transformações* ao nível das suas identidades qualitativas e causais, por via de processos relacionais ocorridos entre t e t^* . Por isso é que as condições necessárias e suficientes para a instanciação de P por S em t^* só se encontram reunidas no *termo final* desse mesmo processo.

A emergência diacrónica demonstra, assim, a ausência de um *micro-determinismo diacrónico* (como uma forma de pré-determinismo ou pré-formacionismo), no sentido em que nada em t determinava t^* . Consequentemente, ela desautorizará, em termos epistemológicos, uma qualquer *micro-previsibilidade* da instanciação de P por S , a partir, unicamente, dos dados disponíveis em t – i.e., do conjunto das propriedades que as entidades E manifestavam em t , e das leis a essas propriedades associadas.

3.2 Emergência sincrónica

A noção de emergência sincrónica não se refere, evidentemente, a um processo, mas a um *estatuto* de autonomia relativa que um dado sistema, em função de algumas propriedades e capacidades causais si associadas, detém relativamente às propriedades e às capacidades causais das suas partes contemporâneas.

Todavia, as noções de emergência diacrónica e sincrónica não se excluem mutuamente. Um sistema ou uma propriedade sistémica diacronicamente emergentes podem, uma vez formados, preservar um estatuto relativamente autónomo, em cada momento da sua evolução, face às suas partes individuais.

A noção de emergência sincrónica compreende três características fundamentais: uma *autonomia estrutural e causal* de um sistema face às suas partes, e uma *relação de co-determinação parcial e recíproca* entre as partes e a estrutura relacional de um mesmo sistema. As autonomias estrutural e causal são já exemplificáveis pelas propriedades estruturais dos chamados ‘sistema de componentes’. A noção mais forte de emergência sincrónica envolve, para além dessas duas espécies de autonomia, a mencionada relação de co-determinação. Esta noção forte de emergência é exemplificada, exclusivamente, pelos ‘sistemas integrados’.

A autonomia estrutural e causal de uma propriedade sistémica justifica-se pelo simples facto dessa propriedade ser uma propriedade de uma *estruturação relacional* específica de um conjunto de propriedades e capacidades

causais das partes de um sistema, e não do mero conjunto ou coleção dessas partes. Por isso é que um qualquer sistema organizado detém uma identidade própria, podendo assim apresentar propriedades, leis, e condições de existência e de persistência distintas das possuídas pelas suas partes (Simons, 1987, pp.214-215,324-360; Lowe, 1998, pp.183-185,198-199).

Esta autonomia estrutural e causal dá um conteúdo preciso a uma das noções mais paradigmáticas de emergência, porquanto associada à antiga máxima de que certos todos são mais que a mera soma das suas partes. Segundo Aristóteles, qualquer composto (*syntheton*) pode ser uma coleção (*pan*) de diversas partes, ou um todo un(ificad)o dessas partes (*holon*). Ora, quando as coisas são compostas por diversas partes, mas não de modo agregativo, essas coisas são todos cuja identidade é «*algo mais* que as suas partes» (*Metafisica*, VIII, 6 1045a 8-12). Este ‘algo mais’ para além das partes, ou este ‘algo diferente’ (*heteron ti*) de uma mera justaposição de partes (*Metafisica*, VII, 17, 1041b 11-33), é justamente a *forma* (*eidós*) ou organização estrutural que relaciona as partes, constituindo, do mesmo passo, a *unidade* e a *identidade* distintivas do todo que elas compõem.

Qualquer perspectiva que se apresente hoje como hilemórfica, estruturalista ou morfogenética reconhece esta diferença fundamental (classicamente sintetizada pelo princípio ‘composição não é identidade’) entre as entidades que se constituem como *partes* de um sistema, e a *estrutura relacional* desse sistema como uma totalidade organizada (e.g., Piaget, 1970a; Delattre, 1971; Simons, 1987, 2006; Archer, 1995; Fine, 1999; Johnston, 2006; Koslicki, 2008).

Por exemplo, se bem que o núcleo de um átomo de Hélio-4 seja composto por dois neutrões e dois protões, este núcleo só existe enquanto núcleo, em virtude de um tipo específico de interação chamado nuclear forte: λxy [*x* está ligado, pela interação nuclear forte, a *y*], ou: λxy [*x* troca glúões com *y*] (Simons, 2006, p.607). As conhecidas ‘fórmulas moleculares’ (por exemplo, ‘H₂O’) não nos dão, como se sabe, a identidade específica das diferentes moléculas (como o demonstram os fenómenos de isomeria), dado que elas indicam, tão-somente, os tipos de elementos que as constituem e o número dos seus átomos respectivos. Só as chamadas ‘fórmulas estruturais’ (com a sua representação das relações espaciais), ou, mesmo, as ‘estruturas das ligações’ representam o que é, e como *existe*, uma molécula enquanto sistema relacional concreto (Hendry 2013).

Uma propriedade estrutural de um todo organizado não é, assim, uma propriedade *distributiva* ou *colectiva* das suas partes, mas uma propriedade de

‘primeira ordem’ desse todo tomado como uma *unidade* estrutural. Por isso é que a noção de estrutura é definível como uma totalidade, cujas «leis, ditas de composição, não se reduzem a associações cumulativas, mas conferem ao todo, enquanto tal, propriedades de conjunto distintas das propriedades dos seus elementos» (Piaget, 1970a, p.7).

Aliás, como Hüttemann observou (2004, pp.91-92), a mera necessidade de obtermos ‘leis de composição’ para darmos conta de algumas propriedades sistémicas é já sinal de que não existe uma relação de micro-determinação unidireccional e hegemónica dos todos pelas suas partes, nem a tão invocada ‘prioridade ontológica’ das partes e das suas respectivas micro-leis¹⁹.

Numa palavra: uma propriedade estrutural de um sistema organizado pertence à estrutura relacional que compreende as suas partes, e não às partes, enquanto tais, nem à sua mera justaposição. Como Peter Simons observou, «é surpreendente como muitos ontólogos (...) falham em distinguir entre uma *colecção* de vários indivíduos, e o *indivíduo* que eles compõem» (2006, p.599, n.4).

Uma propriedade (*P*) de um sistema (*S*) é *estruturalmente* autónoma, de um ponto de vista sincrónico, relativamente às partes de *S*, se e somente se,

- i) a instanciação de *P* por *S* depende de algumas das propriedades, capacidades causais e relações locais das partes de *S*;
- ii) mas *P* é uma propriedade de uma estruturação (organização, orquestração) específica das propriedades, capacidades causais e relações das partes de *S*, e não do seu mero conjunto ou colecção.

A autonomia causal de um sistema determina-se pelas capacidades causais de interacção que o sistema detém em virtude das suas propriedades estruturais.

Uma propriedade estrutural (*P*) de um sistema (*S*) é *causalmente* autónoma, de um ponto de vista sincrónico, relativamente às partes de *S*, se, e somente se,

- i) em cada momento da sua evolução, *S* tem uma determinada capacidade causal em virtude de possuir *P*;

¹⁹ «(...) micro-laws [are] laws that describe how the subsystems of compound systems would behave if they were isolated. In this sense composition laws are certainly not among the micro-laws. But then the claim that macro-laws involve no further commitment over and above those of the micro-laws is false. A macro-law is not merely the micro-laws. It incorporates the laws of composition, i.e. it incorporates information about how the contributions of the subsystems add up. (...) Thus, in considering a system as a compound physical system we are not merely conceiving the behaviour of the parts, we *furthermore* assert how their behavior combines.» Por isso, «the composition-laws establish a non-hegemonic determination relation that fails to establish the hegemony of the micro-level» (Hüttemann, 2004, pp.91-92).

ii) mas P é sincronicamente determinado por uma estruturação (organização, orquestração) específica de certas capacidades causais das partes de S , e não por um mero conjunto ou subconjunto dessas capacidades²⁰.

É neste sentido que a ‘estrutural relacional’ de um sistema deve ser concebida

- como o verdadeiro *sujeito instanciador* de certas propriedades do sistema,
- bem como o verdadeiro *agente causal* das capacidades causais associadas a essas propriedades.

Capacidades causais como a homeostasia, a auto-regulação, a plasticidade, ou a adaptação pertencem a células ou organismos pluricelulares, enquanto sistemas estruturados ou organizados, não sendo inteligivelmente concebíveis como meros conjuntos ou subconjuntos das capacidades causais individuais dos seus constituintes (Boogerd et al., 2005, p.133). Enzimas individuais catalisam reacções particulares, mas elas não protagonizam actividades fisiológicas como a síntese de proteínas. Somente a estrutura relacionalmente orquestrada de uma célula é capaz de realizar uma tal operação (Bechtel & Hamilton, 2007, p.406). Numa palavra: é em função da sua estrutura relacional que um sistema, como um todo, *age* e tem o *poder* de agir de certas formas, *em cada momento* da sua existência.

Esta autonomia estrutural e causal de um sistema é, por isso, suficiente, não apenas para desacreditar as perspectivas eliminativistas ou epifenomenalistas do ‘*nothing-but-ism*’, como uma «mítica invenção filosófica» (Wimsatt, 2017, p.304)²¹, mas para igualmente se reconhecer a autonomia relativa das chamadas ‘ciências especiais’ (Wimsatt & Sarkar, 2006, p.701).

A relação de *co-determinação* parcial e recíproca entre as partes e a estrutura relacional de um sistema define, como dissemos, a noção mais forte de emergência ontológica.

Uma propriedade (P) de um sistema (S) é sincronicamente emergente, no sentido mais forte do termo, relativamente às partes de S , se e somente se,

- 1) a instanciação de P por S depende de algumas propriedades e capacidades causais das partes de S ;
- 2) mas não somente $P(a)$ é sincronicamente determinada por uma organização específica dessas propriedades e capacidades (e não pela sua mera

²⁰ Compare-se com as ‘condições’ apresentadas por J. Wilson (2015, pp.356-357).

²¹ «‘Genes are the only units of selection’, ‘Organisms are nothing but bags of genes’, ‘The mind is nothing but neural activity’, ‘Social behavior is reducible to or nothing more than the behavior of individuals’. If total aggregativity is so rare, why are claims like these so common?» (Wimsatt, 2017, p.304).

adição); (ii) como as partes de S apenas manifestam tais propriedades e capacidades em virtude, e através, da estrutura relacional que define e regula o próprio sistema S .

Ou seja, a questão não se limita a identificar-se as entidades que instanciam as propriedades e capacidades causais que servem de base à existência e à identidade dos sistemas (i.e., as suas partes), mas de saber *porque* instanciam elas tais propriedades e capacidades causais. Ora, se esse porquê, ou essa *causa*, remete para as relações que as partes somente desenvolvem no contexto das estruturas relacionais específicas de certos sistemas, a explicação cabal dos sistemas já não poderá ser feita em função das suas partes como entidades absolutamente primeiras e autodeterminadas. Assim se observa o fracasso de uma qualquer micro-determinação unidireccional e hegemónica dos sistemas pelas suas partes²².

Por esta razão é que as propriedades sistémicas emergentes representam «tipos de macro-propriedades insusceptíveis de serem objecto de uma micro-explicação com base em modelos de variáveis individuais-independentes». Desta forma, a «noção de emergência pode ser generalizada de forma a recobrir as dinâmicas não-lineares» observáveis em sistemas nos quais os comportamentos das partes se encontram tão correlacionados e interdependentes que o clássico princípio de sobreposição se torna inaplicável (Auyang, 1999, p.178).

Como é óbvio, uma relação de transformação ou de interdependência estrutural pode assumir diversas formas e graus de intensidade. Com efeito, qualquer relação causal, por definição, modifica os seus relata, já que qualquer um deles sofre o efeito da acção do outro. Ora, até no seio de meros agregados as partes interagem fisicamente umas com as outras (Levins, 2017 [1970], p.75). Por outro lado, uma série gradual de mudanças mínimas, em termos estritamente quantitativos ou de ‘valores’ (Auyang, 1999, p.49), pode

²² Por isso é que a derradeira escapatória do essencialismo atomista e da sua doutrina micro-reducionista parece hoje consistir, ou na adopção do potencialismo mais extremo e desbragado – ‘seja qual for a nova propriedade, ela já existia, desde sempre, em potência, no seu instanciador’ –, ou na simples ‘reconstrução’ de toda e qualquer propriedade relacional como uma propriedade monádica intrínseca ou de nível inferior. Como Wimsatt ironicamente ‘aconselha’: «Describe a relational property as if it were monadic, or a lower-order relational property. Thus, e.g., describe fitness as if it were a property of phenotypes or genes, ignoring the fact that it is a relation between organism and environment. (This strategy may be justified/facilitated [and its strong assumptions hidden] by fixing the environment, thus making it artificially disappear as a variable)» (Wimsatt, 2017, p.347). Na verdade, «[m]any of the properties attributed to entities at a given level (...) will in fact be disguised relational properties» (Wimsatt, 2017, p.210).

gerar, por efeitos de limiar, a formação de propriedades qualitativamente novas e a aquisição de capacidades causais novas associadas a tais propriedades.

Daí que o factor ontologicamente distintivo de uma emergência diacrónica ou sincrónica, no sentido mais forte do termo, é que uma propriedade de um sistema só exista, e só seja assim explicável, como um produto estrutural (organizacional) de propriedades e capacidades causais que as suas partes só manifestam em virtude, e através, das estruturas relacionais que definem e regulam esse mesmo sistema.

A noção mais forte de emergência ontológica implica, assim, a satisfação de duas condições, explicitamente distinguidas por Bechtel e Richardson (2010, pp.xlv-xlvi):

i) que os comportamentos e as capacidades causais efectivamente manifestados pelas diferentes partes de um sistema sejam determinados por uma estrutura de interacções recursivas e não-lineares que é específica a esse mesmo sistema, como uma totalidade relacional; e

ii) que as propriedades estruturais do sistema sejam, por seu turno, determinadas pelo conjunto dessas interacções recursivas e não-lineares, sob a forma típica de um ‘controlo distribuído’.

Esta dependência estrutural das partes é claramente observável nos processos causais cíclicos (não-sequenciais) ou recursivos, de natureza retroactiva (*feedback*) ou pró-activa (i.e., por interacções antecipatórias: *feed-forward*)²³, assim como nos conhecidos processos de auto-organização, estudados nos mais variados domínios científicos (e.g., Feltz et al., 1999). Por exemplo, como já atrás se referiu, as capacidades causais que uma célula possui são determinadas pela estrutura específica de uma rede de interacções modificadoras entre as suas moléculas e macromoléculas. Mas há mais: as funções causais que uma célula desempenha num dado organismo são igualmente determinadas no curso do tempo, por um processo de diferenciação, através do qual a célula «adquire propriedades estruturais e funcionais» novas, através de uma série de interacções com outras células do mesmo organismo (Gilbert & Barresi, 2016, pp.29-44). Outro exemplo: as capacidades

²³ «Both the structure (the particular assembly) and the function (the ontogenetic role) of genes derive from spatial and temporal aspects of the state of the cell-organism. In turn, genes so produced help to regulate ontogenetic processes in the developing organism as participants in nonlinear feedback and feed-forward networks generating and being generated by the developing organism. Consequently, the usual idea of genetic primacy is rendered incoherent» (Robert, 2004, p.75).

causais de uma proteína são determinadas por uma orquestração específica de um vasto conjunto de capacidades causais que diferentes moléculas e macromoléculas manifestam, e só manifestam, no contexto de uma rede de interacções específicas à estrutura relacional de uma célula (Cohen & Atlan, 2006)²⁴.

3.3 Consequências epistemológicas

Desta forma julgamos ter evidenciado porque razão qualquer propriedade ou sistema emergentes são susceptíveis de ser *causalmente* explicados, se bem que não de forma micro-reducionista. A forma alternativa de explicação corresponde, a nosso ver, ao modelo que hoje se apresenta como *neo-mecanicista*. Nesta óptica, qualquer propriedade emergente é susceptível de ser explicada em função de uma determinada estrutura relacional (ou ‘orquestração’) de diferentes tipos de relações e interacções (espaciais, temporais e causais) entre diferentes entidades concebidas como partes interactivas²⁵.

Qualquer propriedade emergente (E) é, desta forma, explicável como uma propriedade de uma relação não-linear (R_{NL}) entre as partes $(a_1, a_2, a_3, \dots, n)$ de um sistema – ‘ $E = R_{NL}(a_1, a_2, a_3, \dots, n)$ ’, ou, alternativamente, como uma propriedade de uma relação linear (R_L) entre certas *propriedades relacionais* dessas

²⁴ «A single protein may assume several functionally different conformations, and so the gene that gives rise to the protein may be said to function in more than one way. Moreover, the protein encoded by the gene can (and does) undergo chemical modifications (enzymatic cleavage, aggregation with other molecules, phosphorylation, glycosylation and so forth) to carry out further functions independent of the gene. The protein glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase first discovered as an enzyme, for example, is now known to have a role in membrane fusion, microtubule bundling, RNA export, DNA replication and repair, apoptosis, cancer, viral infection and neural degeneration.» Mais: «a single protein can function in very different ways during prenatal development and later in life after development is completed» (Cohen & Atlan, 2006, p.2). Por esta ordens de razões é que Evelyn Fox Keller pode tecer a seguinte conclusão: «The new developmental biology brings with it a resurgence of interest in many of the problems of organization and morphogenesis (...). The findings that result point neither to cytoplasmic nor to nuclear determination but rather to a complex but highly coordinated system of regulatory dynamics that operate simultaneously at all levels: at the level of transcription activation, of translation, of protein activation, and of the intercellular communication – in the nucleus, in the cytoplasm, indeed in the organism as a whole» (Keller, 1995, pp.29-30).

²⁵ Esta é justamente a noção geral de ‘mecanismo’ adoptada pelos neo-mecanicistas. Por exemplo: «A mechanism is a structure performing a function in virtue of its component parts, component operations, and their organization. The orchestrated functioning of the mechanism is responsible for one or more phenomena» (Bechtel & Abrahamsen 2005: 423). Para uma recente apresentação dos principais temas, problemas e debates no seio da abordagem neo-mecanicista, *vide* Glennan & Illari, 2017.

mesmas partes ($pr^1, pr^2, pr^3, \dots, n$) – i.e., das partes já determinadas pela estrutura relacional do seu próprio sistema: ‘ $E = R_L[a_1(pr^1), a_2(pr^2), a_3(pr^3), \dots, n]$ ’.

Por isso é que um sistema emergente não pode ser definido como uma soma ou composição das suas partes, tomadas em si e por si mesmas, mas pode (e deve) ser definido como uma *forma de composição das suas relações* ou das *propriedades e capacidades causais relacionais* das suas partes.

Cumpre, todavia, ressaltar que mesmo este tipo de explicação implica uma *abstracção* de cada sistema face às relações que ele mantém com o seu meio. Isto significa que a explicação de muitas propriedades sistémicas tem de *integrar* três níveis de análise: (i) os diferentes tipos de relações locais entre os constituintes de um sistema; (ii) a estrutura relacional no seio da qual essas relações se formam e desenvolvem; e (iii) as relações do sistema, enquanto tal, com o seu meio, incluindo no seio de organizações estruturais de nível superior.

A própria abordagem neo-mecanicista reconhece, porém, a necessidade de articular estes três níveis de análise e de explicação, já que parte da sua novidade teórica (face ao mecanicismo do século xvii) radica, justamente, numa concepção explicitamente relacional incompatível com qualquer forma de atomismo metafísico ou individualismo metodológico²⁶.

A perspectiva aqui esboçada opõe-se, assim, quer ao essencialismo atomista, quer ao descritivismo de tipo holista, na medida em que ela não

²⁶ «While there are certainly historical and conceptual connections between the New Mechanism and these earlier incarnations of mechanical philosophy, there are important differences that bear emphasis at the outset. First, the New Mechanists are *not committed to atomism either metaphysically or methodologically*. New Mechanists have emphasized that nature is hierarchically arranged, with new and different kinds of entities and interaction arising at different levels of organization» (Glenann, 2017, p.6 – *italico inserido*). Registe-se, a este respeito, as pertinentes observações de William Bechtel: «mechanistic explanations are inherently reductionistic *insofar* as they require specifying the parts of a mechanism and the operations the parts perform. *But* they also require consideration of the *organization* of the whole mechanism and its relation to conditions in its *environment* since it is only when appropriately situated that a mechanism will produce the phenomenon of interest. Mechanistic explanations are always multilevel accounts, integrating information about parts, operations, and organization within the mechanism with characterization of the phenomenon exhibited by the whole mechanism» (Bechtel, 2011, p.538 – *italicos inseridos*). Assim, «[t]he notion of reduction that arises with mechanistic explanation (...) is very different from that which has figured either in popular discussions or in recent philosophy of science, and its consequences are quite different. In these discussions, appeals to lower levels are thought to deny the efficacy of higher levels (...). While the functioning of a mechanism depends upon its *constitution*, it also depends on its context, including its incorporation within systems at yet *higher levels of organization*. Mechanistic reductionism neither denies the importance of context or of higher levels of organization nor appeals exclusively to the components of a mechanism in explaining what the mechanism does. The appeal to components

considera, seja as partes, seja os seus todos, como entidades primeiras, independentes ou auto-suficientes, a partir das quais se poderia reconstruir toda a realidade. Entidades como todos e como partes só se definem e explicam pelas suas relações de construção recíproca.

Se do ponto de vista ontológico há que atribuir um estatuto ontológico equivalente à tríade relata/partes, relações, sistemas/todos relacionais (dado que nenhum deles existe sem os outros), do ponto de vista epistemológico, a primazia vai para as *relações*. Se algum sentido haverá, pois, em insistir-se no qualificativo ‘reducionista’ para caracterizar toda e qualquer forma de explicação, diremos, então, que o tipo de explicação aqui proposto tem a forma de uma *redução relacional*, na exacta medida em que

- as propriedades sistémicas emergentes só são explicáveis como propriedades de estruturas relacionais específicas, em última instância, geradas, reproduzidas e transformáveis por um conjunto de diferentes *relações locais* entre as suas partes (negando-se, por essa via, qualquer forma de holismo); e
- a instanciação das propriedades e das capacidades causais das partes que se configuram como mais relevantes na produção das propriedades emergentes de um sistema só é, por sua vez, explicável em função das relações que as partes desenvolvem no contexto das *estruturas relacionais* que definem e regulam os seus próprios sistemas (negando-se, por essa via, qualquer forma de atomismo ou de individualismo).

Foi no quadro desta perspectiva relacional-dinâmica que se propôs uma *concepção unificada* das noções de emergência diacrónica e sincrónica por oposição às diferentes formas de *micro-reducionismo*: micro-determinismo diacrónico, micro-determinação sincrónica, micro-previsibilidade e micro-explicação.

Tipos de emergência	Ontologia	Epistemologia
<i>Diacrónica</i>	Interaccionismo construtivista (Actualismo modal disposicionalista) (≠ Micro-pré-determinismo)	≠ Micro-imprevisibilidade

in fact serves a very restricted purpose of explaining how, in a given context, the mechanism is able to generate a particular phenomenon» (Bechtel, 2006, pp.40-41 – itálicos inseridos).

<i>Sincrónica</i>	Autonomia estrutural e causal + Co-determinação partes/ estrutura relacional (≠ Micro-determinação)	Explicação neo-mecanicista (≠ Micro-explicação)
-------------------	--	---

Ora, esta relação de compatibilidade (e, mesmo, de continuidade) entre as abordagens sincrónica e diacrónica dos fenómenos de emergência nada tem, afinal, de surpreendente, se reconhecermos

– que cada estado estrutural de um sistema (sincronicamente observável em cada momento da sua evolução) só existe na medida em que ele é preservado por um processo relacional que continuamente reproduz as condições da sua persistência; e

– que a existência de diferentes níveis de organização estrutural correspondem sempre a diferentes estádios de formação e construção da realidade.

Relações de *transformação* estrutural entre diferentes entidades podem tornar-se, no curso de um processo de desenvolvimento ou evolução, relações sincrónicas de *interdependência* estrutural dessas mesmas entidades, enquanto partes de um sistema entretanto já formado. Como veremos, isso mesmo é exemplificável pela ocorrência dos conhecidos processos de endossimbiose e, em particular, pela formação das células eucarióticas fotossintéticas, como sistemas genuinamente emergentes na estrutura e na evolução biológica do nosso planeta.

4. Simbiose e endossimbiose

Em 1904, o naturalista alemão Ernst Haeckel (1834-1919) publicou, em dois volumes, *Kunstformen der Natur* [Formas de Arte da Natureza], uma obra deslumbrante, constituída por um conjunto de ilustrações – litografias e impressões em papel de carvão – de alguns organismos. Desse conjunto ressalta uma placa contendo diversas espécies de líquenes (Fig.1). A escolha de Haeckel em dedicar uma ilustração aos líquenes não é fortuita. De facto, eles ocuparam, desde cedo, um lugar central naquilo que viria a ser a *história da simbiose*, servindo por vezes de motivo para a *derrota* de vários biólogos no seu campo de estudo. Usados amplamente no domínio da medicina²⁷ e da

²⁷ São conhecidas as propriedades antibacteriana e antifúngica dos ácidos liquénicos.

arte²⁸, pelo menos desde a Antiga Grécia, somente no final do século XIX e sobretudo no princípio do século XX a sua natureza foi suficientemente esclarecida. Os líquenes, para além das suas múltiplas utilidades (na medicina e na arte, como referimos, mas também como fonte de alimento, fonte de matéria prima e, mais recentemente, como bioindicadores de poluição ambiental), resultam da associação entre um fungo – maioritariamente *Ascomycetes*, mas também *Basidiomycetes* – e um simbiote fotossintético (fotobionte), que poderá ser uma alga verde (os géneros *Trebouxia* e *Trentepohlia* são os mais frequentes) ou uma cianobactéria (a mais frequente é a do género *Nostoc*)²⁹. Embora se pensasse que os fungos se associavam indiscriminadamente a qualquer fotobionte, desde que este contribuísse para a sobrevivência daquele (Hill, 2009), sabe-se hoje que esta associação é específica para o género do fotobionte, mas não para a espécie (Lücking et al., 2009). Da associação entre o fungo e o fotobionte resultam características morfológicas e fisiológicas que não estão presentes nos seus componentes quando fora da associação (Sanders, 2001), nomeadamente a formação de um talo – vulgarmente designado por *talo liquénico* – com características morfológicas distintas (Fig.2). De facto, quando os fungos não-liquenizados são colocados em cultura pura, observa-se um crescimento lento de um conjunto de filamentos. O desenvolvimento de um talo é activado somente pela presença de um fotobionte (Ahmadjian, 1993), o qual parece iniciar uma cascata morfogenética que conduz à estratificação do talo, seguido de uma alteração dos padrões de expressão génica (Trembley et al., 2002). Honegger (2001) referiu-se ao talo liquénico como um «fenótipo simbiótico», mas é possível que estejam também envolvidos mecanismos genéticos quer no reconhecimento quer na interacção conducente ao desenvolvimento do talo (Grube & Hawksworth, 2007). Entretanto, estudos recentes têm vindo a mostrar que comunidades altamente estruturadas de bactérias não-fotossintéticas – entre as quais predominam as a-proteobactérias – são também um componente importante do talo liquénico, com funções distintas, que necessitam ainda de ser melhor

²⁸ Segundo Schneider (1897, p.5), é possível que a referência, no livro do profeta Ezequiel, à púrpura e ao escarlate – «O linho fino do Egipto com os seus bordados formava as tuas velas para te servir de pavilhão. A púrpura e os escarlate das ilhas de Elicha formaram a tua cobertura» (Ez. 27, 7) – seja na verdade uma referência a corantes obtidos a partir de uma determinada espécie de líquenes (*Rocella tinctoria*). De facto, conhece-se o uso destes líquenes no processo de coloração muito antes do tempo de Plínio.

²⁹ Existem casos em que está presente apenas a cianobactéria, mas também se conhecem casos em que o fungo estabelece uma associação primária com uma alga verde e uma associação secundária com uma cianobactéria (Friedl & Büdel, 2008).

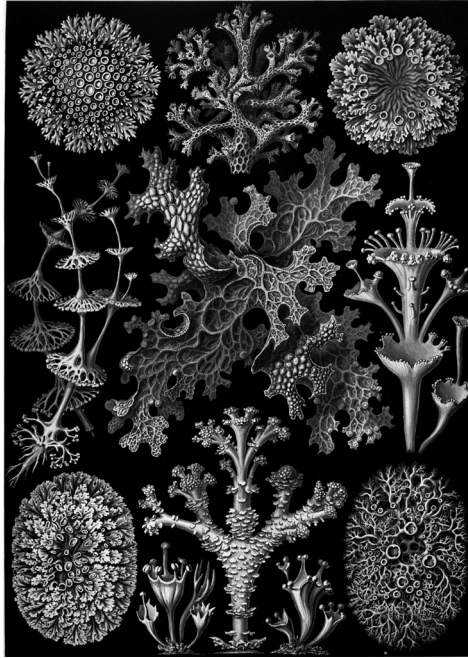


Fig.1 – Placa contendo diversas espécies de líquenes extraída da obra *Kunstformen der Natur* (1904, *Tafel 83*), de Ernst Haeckel.

compreendidas (Bates et al., 2011), mas que poderão estar relacionadas com a fixação de azoto ou até mesmo com a produção de compostos com actividade antibacteriana e hormonal (Grube & Berg, 2009; Grube et al., 2009).

Embora a «identidade biológica» dos líquenes esteja suficientemente compreendida, a sua história³⁰ está fortemente marcada pela dúvida quanto à sua origem, a sua natureza e a sua posição no reino vegetal. Conhecidos e manipulados desde os tempos de Teofrasto (372a.C.-287a.C.), e desde então classificados indiscriminadamente como musgos, algas ou fungos (Schneider, 1897, p.6), somente em 1694³¹ o botânico francês Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) reconhece, de certa forma *avant la lettre*, que os líquenes constituem afinal uma classe distinta de plantas. Pese embora este

³⁰ Para uma revisão da história dos líquenes até 1897, cf. Schneider (1897).

³¹ Tournefort, J.P. de. *Elements de Botanique*. Paris, 1694.

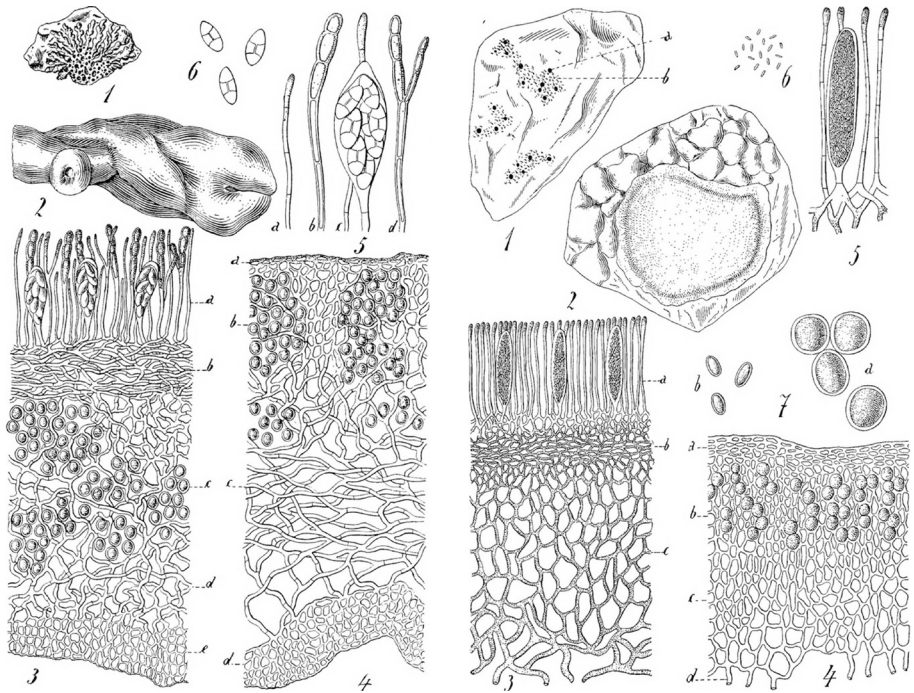


Fig.2 – Representação em corte de alguns talos liquênicos extraídos da obra de Albert Schneider (1897): à esquerda, de *Placodium elegans* (plate 35), e à direita, de *Acarospora* (plate 42).

reconhecimento, o trabalho dos botânicos incidia sobretudo na descrição de novas espécies³² e em tentativas mais ou menos originais de desenvolver sistemas de classificação, sobretudo com base na forma e na estrutura do talo liquênico. Pouco se sabia sobre a sua anatomia e muito pouco sobre a sua fisiologia, e até mesmo a sua posição no reino vegetal, proposta por Tournefort, não reunia consenso. Veja-se, a título de exemplo, as ideias de Hornschuch, de 1819, quanto à origem dos líquenes:

Algas, líquenes e musgos desenvolvem-se na ausência de semente a partir de água em decomposição. A decomposição da água induzida pelo calor e pela luz solar dá origem ao ancestral comum das formas vegetais acima referidas. Este ancestral

³² Segundo Schneider, no período entre 1694 e 1729, foram descritas perto de 70 novas espécies, aumentando assim o número de espécies conhecidas até então para cerca de 120 (Schneider, 1897, p.7).

é um vegetal *infusorium* conhecido por *Monas leus* (substância verde de Priestley) que, quando activado pela luz e pelo ar, é submetido a uma transformação, evoluindo em algas, líquenes e musgos. Os líquenes são, na realidade, musgos que foram submetidos a esta transformação no curso da sua evolução, e podem muito bem ser considerados monstrosidades vegetais. Os apotécios (dos líquenes) não são frutos, antes o início de uma corola, análoga à da flor dos musgos (*Moosröschen*). As observações de Micheli em relação ao desenvolvimento dos líquenes a partir dos sorálios devem ser desacreditadas uma vez descoberta a geração espontânea dos líquenes (cf. Schneider, 1897, p.16, tradução nossa).

Porém, até meados do século XIX, os botânicos que se dedicavam ao estudo dos líquenes estavam mais interessados na sua descrição e classificação (sistemática), e ainda que tivessem dedicado alguma atenção à morfologia, faziam-no apenas como um meio complementar. É justamente a partir deste momento que o interesse dos botânicos se desloca da colecção, descrição e classificação para o estudo comparativo da morfologia, ciclo de vida e fisiologia das várias espécies de líquenes até então conhecidas e descritas. Neste domínio, importa destacar o contributo exemplar do botânico alemão Anton De Bary (1831-1888). Num trabalho publicado em 1866, intitulado *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten* [Morfologia e Fisiologia de Fungos, Líquenes e Mixomicetes], De Bary descreve de forma minuciosa a estrutura morfológica e anatómica de vários líquenes, em particular de líquenes crustáceos. Schneider refere que «De Bary acreditava que alguns líquenes gelatinosos (*Ephebe*, etc.) correspondiam a estádios maduros ou perfeitos de plantas cujos estádios imaturos são reconhecidos como formas de *Nostoc*, *Chroococcus*, etc.; ou que estes organismos são verdadeiras algas, atacadas por certos ascomicetes, cujas hifas penetram a alga e formam o talo líquénico» (Schneider, 1897, p.22). E, portanto, ainda segundo Schneider, é talvez por essa razão que De Bary deve ser considerado o primeiro autor a desvelar a verdadeira natureza dos líquenes. Porém, o período de maior importância para a história dos líquenes é aquele em que se reconhece, em definitivo, a sua natureza dual, isto é, a associação entre um fungo e uma alga. Embora, como vimos anteriormente, Schneider considere De Bary como o primeiro a desvelar a natureza dual dos líquenes, é frequente a literatura referir-se à «hipótese dualista» do botânico suíço Simon Schwendener (1829-1919) como o ponto de partida para um novo período da história dos líquenes e da simbiose. Schwendener, professor de botânica na Universidade de Basel, tinha-se dedicado a estudar o crescimento e o desenvolvimento do talo líquénico, assunto sobre o qual tinha publicado já alguns

trabalhos. Aliás, curiosamente, a sua primeira publicação sobre líquenes fruticulosos foi justamente a sua tese de habilitação para a obtenção do título de *Privatdozent*, na Universidade de Munique (Honegger, 2000). Os seus estudos distinguiam-se sobretudo pelas técnicas que empregava e pelo rigor das observações microscópicas que fazia. De facto, Schwendener foi discípulo de Carl Nägeli, e mais tarde seu assistente na Universidade de Munique, e foi com ele que aprendeu as melhores práticas de investigação em microscopia. Juntos publicaram *Das Mikroskop* [O Microscópio], em dois volumes, sobre a teoria e a prática da microscopia óptica e a sua aplicação na botânica (Nägeli & Schwendener, 1865, 1867). No dia 10 de Setembro de 1867, numa sessão pública em Rheinfelden, Schwendener dá a conhecer, pela primeira vez, a sua hipótese dualista para a natureza dos líquenes, na qual defende que os líquenes não devem ser vistos como plantas autónomas, mas antes como fungos associados a algas (Honegger, 2000). No entanto, esta hipótese encontrou forte resistência por parte da comunidade, sobretudo dos botânicos ligados à sistemática, uma vez que o reconhecimento dessa natureza dual, de certo modo ambígua, acabaria por introduzir uma anomalia fatal nos seus sistemas de classificação. Pese embora os biólogos tenham continuado a classificar os líquenes como uma classe distinta das plantas, a meio caminho entre as algas e os fungos, a hipótese de Schwendener acabaria por vir a ser confirmada experimentalmente por um amplo conjunto de botânicos, os quais acabariam por isolar a alga que estabelece associação com vários tipos de fungos, formando assim tipos particulares de líquenes. Alguns desses botânicos ensaiaram inclusivamente a sua produção sintética, através da cultura de componentes dos fungos e de constituintes de algas, separando-os ou juntando-os de forma a estudar a formação do talo. A verdade é que a obtenção de culturas isoladas de algas e de fungos se revelava quase sempre um fracasso. No caso das algas, quando o meio era devidamente suplementado com nutrientes essenciais, obtinham-se culturas viáveis. Todavia, no caso dos fungos, as dificuldades eram imensas. Schwendener, que tinha prosseguido os seus estudos sobre a natureza dual dos líquenes no Instituto de Botânica Experimental, que dirigia, sediado na Universidade de Berlim, levou a cabo uma série de experiências com o objectivo de compreender a fisiologia de ambos os componentes desta associação. Estudou a fisiologia dos fungos e das algas em separado, e acabou por concluir que as algas forneciam aos fungos hidratos de carbono sintetizados a partir do dióxido de carbono atmosférico, e os fungos, por sua vez, ampliavam consideravelmente a capacidade de absorção, por parte

das algas, de água e sais minerais contidos no solo. Por outro lado, também a inserção frequente deste tipo de associação na categoria do parasitismo, uma ideia vulgarmente dotada de uma carga negativa – «viver à custa de» –, não correspondia de forma alguma a este tipo de associação que se mostrava, afinal, mutuamente benéfica para os organismos envolvidos, note-se, organismos esses filogeneticamente distintos. É justamente da necessidade de encontrar um termo que corresponda à natureza deste tipo de associação que surge o termo «Simbiose», proposto inicialmente em 1877 por Albert Bernhard Frank (Sapp, 1994, p.6). É também este autor que, após um amplo conjunto de estudos sobre vários tipos de líquenes, dá conta da existência de alguns casos em que também a componente das algas se adaptou de tal forma à vida conjunta que acabou por perder a sua capacidade de viver de um modo independente. Porém, o termo «Simbiose» é habitualmente atribuído ao botânico alemão Anton De Bary (1831-1888) que, em 1878, no decorrer da reunião geral da Associação dos Naturalistas e Médicos Alemães, apresenta uma comunicação – *Die Erscheinung der Symbiose* [O Fenómeno da Simbiose] – na qual introduz uma definição mais ampla do termo: «vida conjunta de organismos não relacionados».³³ De acordo com Sapp (1994, p.7), embora De Bary não tenha feito qualquer referência a Frank nessa ocasião, em escritos posteriores acaba por fazê-lo e, mais importante ainda, chega mesmo a corroborar a hipótese de que algumas espécies de algas se adaptaram de tal forma ao «liquenismo» que acabaram por perder a sua capacidade de viver fora dessa associação, isto é, acabaram por perder a sua autonomia enquanto organismos de vida livre.

De Bary teve um papel crucial no desenvolvimento dos estudos simbióticos. Na década de 70 do século XIX, um dos centros de investigação de ponta em botânica experimental, ao nível mundial, estava sediado na Universidade de Estrasburgo e tinha como responsável justamente Anton De Bary. Os seus trabalhos foram considerados uma referência e a sua influência ressoou pelos inúmeros estudantes que afluíam ao seu laboratório para aí conduzirem as suas investigações no campo da fisiologia vegetal. Tendo, por isso, à sua disposição um vasto conjunto de dados sobre inúmeras associações de vários tipos, De Bary acabou por perceber que as associações em que ambos os componentes envolvidos beneficiavam dessa associação eram, na verdade, casos de mutualismo. O termo «Mutualismo» tinha sido introduzido em

³³ De Bary toma o termo «Simbiose» como uma designação genérica para uma associação geral. Parasitismo, mutualismo, liquenismo, etc., são casos particulares desta associação geral. (De Bary, 1878, cf. Sapp, 1994, p.3).

1875 pelo zoólogo belga Pierre-Joseph van Beneden (1809-1894). Num livro que se tornou bastante popular à época, intitulado *Les Commensaux et les Parasites* [Os Comensais e os Parasitas], van Beneden contraria a ideia comum de que todas as relações íntimas envolvendo «animais inferiores» e «animais superiores» se tratavam de relações parasitárias. Pelo contrário, à semelhança do que acontece nas sociedades humanas, também as relações sociais que ocorrem nas sociedades animais são de diversos tipos, propondo então uma classificação dessas relações: «Parasitismo», «Comensalismo» e «Mutualismo». De Bary retoma estas definições e procura aplicá-las ao domínio da botânica. Embora tenha considerado improvável a existência de comensalismo no reino das plantas, pelo menos com o sentido que van Beneden atribuía ao termo, reconheceu a existência de casos que se aproximam da definição de mutualismo. Um desses casos é a associação íntima que ocorre entre cianobactérias do género *Anabaena* e um pequeno feto aquático do género *Azolla*.³⁴ De Bary observou que as cianobactérias estavam presentes em todos os estádios do ciclo de vida desse feto, sem o prejudicar directa ou indirectamente. No caso dos líquenes, De Bary refere que estes são uma forma de vegetação compreendendo milhares de espécies, na qual todos os indivíduos mostram não apenas uma associação de dois ou até mesmo de três espécies diferentes, mas são constituídos unicamente por esta associação (Sapp, 1994, p.9).

De um modo geral, a simbiose tem vindo a ser referida como uma associação entre espécies diferentes, que pode implicar um benefício para todos os componentes envolvidos na associação («mutualismo»), um benefício para um dos componentes, mas sem prejuízo para os demais («comensalismo»), ou um benefício para um dos componentes com prejuízo para os demais («parasitismo»). Porém, de que tipo de benefícios estamos nós a falar?

Classicamente, reconheceram-se benefícios sobretudo ao nível trófico, mas também ao nível da protecção. No caso dos líquenes, por exemplo, tratava-se claramente de uma associação com benefícios tróficos mútuos. Desse ponto de vista, a simbiose seria entendida como uma interacção física de organismos – como dizia De Bary, «uma vida conjunta» – que,

³⁴ Para uma introdução ao sistema simbiótico *Azolla-Anabaena*-bactérias, ver, por exemplo, Carrapiço, F. (2010), *Azolla as a Superorganism: Its Implication in Symbiotic Studies*. In: J. Seckbach e M. Grube (eds.), *Symbiomes and Stress: Joint Ventures in Biology*, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, 17, 225-241, Springer; Carrapiço, F. e Rita, O. (2009), *Simbiogénese e Evolução*. In: A. Levy et al. (eds.), *Evolução. Conceitos e Debates*. Lisboa: Esfera do Caos, pp.175-198

independentemente do resultante da associação, ainda assim é possível reconhecer a sua identidade biológica, e de tal modo que mesmo uma interacção do tipo mutualista é, pois, avaliada pelos efeitos benéficos que ela proporciona a cada uma das partes envolvidas. É justamente esta a lógica que está subjacente ao conceito de associação, por exemplo, no domínio da Ecologia, em que este tipo de associação é frequentemente referido como uma «interacção biótica», sendo classificado em função dos efeitos próprios que essa mesma interacção tem sobre cada um dos componentes da associação (Tab.1). Neste sentido, estas interacções adicionam às equações básicas do crescimento populacional termos positivos, negativos ou nulos. Têm, por isso, um efeito directo na sobrevivência e no crescimento de cada uma das populações envolvidas. Nos ecossistemas, os vários tipos de interacções podem ser reduzidos a dois tipos gerais: *interacções negativas* e *interacções positivas*. E estas reduzem-se, por sua vez, a dois princípios gerais (Odum, 1971, p.340):

- Na evolução e no desenvolvimento dos ecossistemas, as interacções negativas tendem a reduzir-se ao grau mínimo em favor da simbiose positiva que reforça a sobrevivência das espécies em interacção;
- As associações recentes ou novas estão mais sujeitas a desenvolver *coacções* negativas severas do que as associações mais antigas.

Tab.1 – Efeitos das interacções entre populações de duas espécies (adaptado de Odum, 1971).

Tipo de interacção	Espécies		Natureza da interacção
	1	2	
<i>Neutralismo</i>	0	0	Nenhuma das populações afecta a outra
<i>Competição</i>	–	–	Inibição directa ou indirecta de cada uma das espécies pela outra
<i>Amensalismo</i>	–	0	Inibição da população 1 sem afectar a população 2
<i>Parasitismo</i>	+	–	População 1, parasita, em menor número do que a 2, hospedeira
<i>Predação</i>	+	–	População 1, predador, em maior número do que a 2, presa
<i>Comensalismo</i>	+	0	População 1, comensal, beneficia enquanto que a 2, o hospedeiro, não é afectado

<i>Protocooperação</i>	+	+	Interação favorável a ambas, embora não obrigatória
<i>Mutualismo</i>	+	+	Interação favorável a ambas e obrigatória

Proposto originalmente por Haskel, em 1949, este esquema de classificação das interações entre populações baseado nos seus efeitos positivos, negativos ou neutros foi amplamente generalizado. Edward O. Wilson (n.1929), entomólogo americano, na sua obra magistral *Sociobiology: A new synthesis* (1975), dedica um capítulo às «simbioses sociais», onde começa por considerar que «as adaptações ao nível social não são menos diversas do que as existentes ao nível organismal»³⁵ (p.353). Apresenta depois três categorias gerais de simbioses sociais – *comensalismo social*, *mutualismo social* e *parasitismo social* – e 11 subcategorias, tomando sempre como aprumo os efeitos benéficos, ou não, dessa interação para a sobrevivência e o crescimento de cada uma das «sociedades» envolvidas. Um dos exemplos de comensalismo social ali referido diz respeito ao caso dos peixes-trombeta do género *Aulostomus* que habitam as águas tropicais americanas e que usam um grupo de peixes-cirurgiões amarelos (*Zebrasoma flavescens*) para se camuflarem. Segundo Wilson, este comportamento parece ser uma espécie de extensão da tendência para os peixes-trombeta se camuflarem entre os corais. Diz-se comensalismo social porque nesta associação uma espécie é beneficiada (os peixes-trombeta) e a outra não é prejudicada (os peixes-cirurgiões amarelos). Este estratagema contribui de forma decisiva para que os peixes-trombeta não fiquem expostos aos seus predadores, aumentando desta forma a sua sobrevivência e, por conseguinte, a sua população. Como exemplo de mutualismo social, Wilson refere algumas espécies de formigas da América do Sul e Central cujos ninhos mantêm uma estreita associação, defendendo-o em conjunto, construindo-o em conjunto, eventualmente partilhando comida, embora nunca criem as respectivas proles em conjunto. Um outro caso que julgamos eloquente é o do mutualismo social que ocorre na região neotropical entre formigas do género *Azteca* e árvores do género *Cecropia*. Estas árvores têm caules e ramos ociosos que são habitados pelas formigas. Estas protegem-na de animais herbívoros e de outros insectos. Funcionam, aliás, como uma espécie de «mecanismo imunitário não-específico» que defende a árvore de invasores externos. Em troca, as

³⁵ «The adaptations at the social level are no less diverse than those at the organismic level.»

formigas recebem um composto meloso, rico em glicogénio, produzido por glândulas localizadas junto ao pecíolo das folhas (Longino, 1991). Em suma, a árvore usufrui de protecção e as formigas usufruem de uma *oikos* bem como de nutrientes.

O ponto de vista de Wilson sobre as simbioses sociais vai ao encontro da lógica subjacente ao conceito ecológico de interacção, segundo o qual as diferentes interacções bióticas são classificadas em função dos efeitos próprios que essa mesma interacção tem sobre cada um dos componentes da associação. Mas os poucos botânicos que investigavam os vários casos de mutualismo entre plantas e animais inferiores, e que acreditavam que a cooperação entre tais grupos filogenéticos era bastante generalizada, estavam convencidos de que a simbiose podia dar origem a mudanças fisiológicas e morfológicas altamente especializadas, resultando assim num «todo» orgânico novo e «superior». De facto, alguns acreditavam mesmo que este processo esteve na origem da evolução de *todas* as plantas e de *todos* os animais. Tal argumento foi apresentado, uma vez mais, por Albert Schneider, que desenvolve um conceito de simbiose que se afasta do conceito proposto inicialmente por De Bary. Em vez de uma complexa interdependência de comunidades, sociedades ou populações, tendo por objectivo primordial o seu crescimento e, por conseguinte, a sua sobrevivência, Schneider vai estabelecer uma separação entre a mera interacção de seres vivos e aquilo que ele considera ser a «verdadeira simbiose». Classifica, assim, as associações simbióticas como antagonistas (parasitismo) ou mutualistas e dá especial atenção às alterações morfológicas e fisiológicas daí resultantes. Embora no caso do parasitismo as especializações e as adaptações morfológicas ou fisiológicas sejam limitadas – Schneider considera este tipo de interacção «destrutiva», pelo que qualquer alteração, a existir, conduzirá por certo à dissolução em vez de à sua evolução –, no caso do mutualismo elas são necessárias para o sucesso evolutivo da associação simbiótica: «(...) simbiose mutualista implica que haja um elevado grau de especialização e um aumento significativo da *fitness* necessários à luta pela existência»³⁶. Por conseguinte, no seu entender, o mutualismo é o tipo de associação que interessa à evolução, isto é, uma associação em que cada simbiote possui ou desenvolve uma característica específica que é útil para o outro simbiote. As alterações morfológicas que acompanham as relações funcionais que se estabelecem podem, ou não, ser

³⁶ «(...) mutualistic symbiosis implies that there is a higher specialization and greater fitness to enter into the struggle for existence.» (Schneider, 1897)

facilmente identificadas, e a adaptação não é nem quantitativa nem qualitativamente idêntica para ambos os simbioses. Neste sentido, os líquenes constituem um bom exemplo – em rigor, o primeiro exemplo – na medida em que se encontram amplamente distribuídos e possuem uma maior vitalidade e uma maior actividade fisiológica do que cada um dos simbioses de *per se*, ou seja, desta associação simbiótica resulta claramente uma vantagem evolutiva com peso para a sobrevivência de cada uma das partes. Embora tradicionalmente as associações simbióticas mutualistas tenham sido sempre encaradas como uma interacção de indivíduos ou populações que, apesar de tudo, mantêm uma certa autonomia³⁷ – isto é, a associação não é obrigatória e a existência dos simbioses, na sua máxima individualidade, não depende da associação –, Schneider percebe que existe um outro tipo de associação mutualista em que a existência dos simbioses passa a *depend*, de forma *permanente*, dessa associação. Muitas vezes nem sequer reconhecida como uma simbiose, estas associações, que Schneider optou por designar por «individualismo», formam assim uma «unidade morfológica e individual» (Schneider, 1897). E, uma vez mais, os líquenes são aqui apontados como um bom exemplo de um «individualismo completo».

4.1 Um mais um igual a um

Por forma a compreender melhor uma associação simbiótica de dois ou mais organismos, alguns autores têm vindo a representá-la com um equivalente aritmético, propositadamente anómalo, do tipo $2+3=1$ (Margulis & Guerrero, 1991)³⁸ ou ainda do tipo $1+1(+1) = 1$ (Seckbach, 2002)³⁹. No caso

³⁷ No caso dos líquenes, a maioria dos botânicos admitia que o micobionte (fungo) teria perdido totalmente a capacidade de uma existência independente, mas quanto ao fotobionte (alga), este podia ainda existir de forma independente e autónoma.

³⁸ Os autores referem-se a *Mixotricha paradoxa*, um protista que habita o intestino da térmita *Mastotermes darwiniensis*. Embora seja uma única célula, na verdade é composta por muitas espiroquetas bem como por outras bactérias. No total, cinco entidades autopoiéticas que equivalem a um indivíduo: uma célula nucleada, duas espiroquetas, uma outra bactéria em forma de bastonete na superfície, e ainda outra bactéria endossimbiótica no seu interior. Para os autores, «*Mixotricha* é um exemplo de uma simbiose na qual organismos de espécies absolutamente distintas, em tempos separados, se associaram e formaram uma nova entidade, com propriedades diferentes das dos organismos que o compõem. (...) Esta nova entidade, este novo protista nadador, é um bom exemplo de um “domínio emergente”. A primeira “propriedade emergente” é a motilidade do complexo, e a propriedade subsequente é a capacidade para digerir madeira.» (Margulis & Guerrero, 1991, p.52).

³⁹ A hipótese do sinergismo é por vezes descrita como um tipo de relação em que, por exem-

particular dos líquenes, a associação simbiótica é, por vezes, representada na forma $1+1=1$ (leia-se, *fungo + fotobionte = líquen*). A anomalia aritmética pretende assim evidenciar justamente o efeito simbiótico da associação, isto é, pela associação de dois organismos distintos (*fungo + fotobionte*) obtém-se, como resultado, uma unidade morfológica e funcional – o líquen – composta pelos dois organismos, mas também por uma estrutura – o talo liquénico – que é uma característica única e exclusiva desta associação. Talvez pudéssemos introduzir aqui também as bactérias fotossintéticas, que sabemos estarem presentes nesta associação (Grube & Berg, 2009; Grube et al., 2009), resultando então na seguinte formulação: $1+1[+1] = 1$ (leia-se, *fungo + fotobionte [+bactérias] = líquen*). No entanto, ainda que o resultante seja uma unidade morfológica e funcional marcada por uma novidade – o talo liquénico –, a verdade é que, em sentido estrito, não se trata de uma estrutura absolutamente indiferenciada, na medida em que continua a ser possível reconhecer e identificar, nessa mesma unidade, o fungo e o fotobionte que lhe deram origem. Por conseguinte, talvez fosse mais adequado representar esta associação de uma das seguintes formas:

$1+1(+1) = [1+1+1]^*$ fungo + fotobionte (+ bactérias) **igual a** uma unidade estrutural composta obrigatoriamente por [fungo + fotobionte + bactérias], unidade essa que exhibe características morfológicas e fisiológicas *emergentes*, aqui representadas pelo asterisco

$1+1(+1) \longrightarrow [1+1+1]^*$ fungo + fotobionte (+ bactérias) **implica irreversivelmente** uma unidade estrutural composta obrigatoriamente por [fungo + fotobionte + bactérias], unidade essa que exhibe características morfológicas e fisiológicas *emergentes*, aqui representadas pelo asterisco

$1+1(+1) \longleftrightarrow [1+1+1]^*$ fungo + fotobionte (+ bactérias) **implica reversivelmente** uma unidade estrutural

plo, $1+1=3$. O que se pretende mostrar com esta aritmética anómala é que a sinergia entre dois organismos resulta em qualquer coisa superior à soma das partes, ou seja, o sinergismo implica a complexificação do sistema e nunca a sua simplificação (para uma descrição detalhada sobre a hipótese do sinergismo ver, por exemplo, Corning, 1983, 1997, 1998).

composta obrigatoriamente por [fungo + fotobionte + bactérias], unidade essa que exibe características morfológicas e fisiológicas *emergentes*, aqui representadas pelo asterisco

É, pois, a unidade representada por $[1+1+1]^*$ que deve ser designada por *líquen*, enquanto que as características *emergentes* correspondem, por sua vez, ao talo liquénico. Trata-se de uma simplificação do modo como representamos tal associação, mas, ainda assim, ele não nos satisfaz totalmente. É certo que nos dá informação relevante sobre o estado inicial e final do «todo», mas pouco nos diz sobre o que se passa, não apenas do ponto de vista quantitativo, mas também do ponto de vista qualitativo, às «partes» que o compõem durante o processo de formação do líquen. Quer dizer, será que o fungo, o fotobionte e até mesmo as bactérias, dentro da associação ($[1+1+1]^*$), mantêm a sua autonomia e a sua identidade biológica como quando fora dessa associação ($1+1(+1)$)? E será que o resultante dessa associação é devedor de uma mera recomposição das «partes» ou, pelo contrário, as «partes» são elas mesmas transformadas no curso do processo relacional? É um assunto complicado, uma vez que não dispomos ainda de dados experimentais conclusivos. Julgamos, por isso, que a verosimilhança deste tipo de aritmética é pouco representativa dos fenómenos que realmente ocorrem no «processo simbiótico». E, portanto, na sua vez, propomos uma representação relacional do seguinte tipo:

$R_s(A,B) \longrightarrow C$ a relação simbiótica (R_s) entre os organismos A e B, de espécies distintas, **implica irreversivelmente** a *emergência* de uma nova estrutura ou de um novo organismo (C)

ou

$R_s(A,B) \longleftrightarrow C$ a relação simbiótica (R_s) entre os organismos A e B, de espécies distintas, **implica reversivelmente** a *emergência* de uma nova estrutura ou de um novo organismo (C)

Ainda assim, também aqui nada nos é dito sobre o processo relacional em si, ou seja, sobre a série de eventos que ocorre em cada um dos organismos

envolvidos na relação simbiótica imediatamente antes da emergência, por exemplo, da nova estrutura ou do novo organismo C. Aliás, eventos esses que terão de ser *suficientes* e *necessários* para a emergência de um novo organismo, não apenas distinto do ponto de vista quantitativo – mais ou menos genes, mais ou menos estruturas celulares, mais ou menos órgãos, etc. –, mas também qualitativo. É, portanto, nesta relação simbiótica, neste «processo simbiótico», que têm lugar os acontecimentos *transformacionais* que são decisivos para que ocorra a *emergência* de uma nova estrutura ou de um novo organismo com novas propriedades evolutivamente mais vantajosas.

A este propósito, a origem endossimbiótica das células eucarióticas, em particular a das células fotossintéticas, pode dar um contributo significativo para a clarificação do tal «processo simbiótico», isto é, para o *gap* entre o momento em que «A é A», «B é B» e não existe ainda «C», e o momento em que «A já não é A», «B já não é B» e em que se observa o aparecimento de um «C» que não existia antes. Vejamos, então, muito brevemente, o caso da origem e evolução das células eucarióticas fotossintéticas.

4.2 A emergência das células eucarióticas fotossintéticas

4.2.1 A ideia endossimbiótica

Habitualmente, a história da vida na Terra torna-se mais vibrante quando se refere ao Fanerozóico, isto é, aos últimos cerca de 580 milhões de anos (Djokic et al., 2017), período no qual se observa o triunfo dos animais terrestres dotados de esqueletos biomineralizados e, é claro, o aparecimento dos primeiros homínídeos. Porém, a verdade é que, tanto quanto sabemos, as primeiras formas de vida surgiram há cerca de 3,85 mil milhões de anos (Djokic et al., 2017) e, pese embora a tendência generalizada para se desconsiderar, ou se considerar irrelevante, ou pouco significativo, ou até desinteressante, o que sucedeu entre o início do Arqueano (3,85 mil milhões de anos) e o início do Fanerozóico (580 milhões de anos), com o Proterozóico pelo meio, que durou cerca de 2,1 mil milhões de anos, a verdade é que foi justamente nesse período de cerca de 3,2 mil milhões de anos que tudo aconteceu para que tudo viesse a ser como é. Aliás, algo que Lynn Margulis pretendeu afirmar, com pujança, através da publicação de *Microcosmos*, em 1986. Se considerarmos que o espaço público de então era dominado por um fascínio quase generalizado pelo *Cosmos* que, curiosamente, o seu ex-marido, Carl Sagan, tinha tornado popular seis anos antes, foi sem dúvida

um acto estóico. Ora, para Lynn Margulis, mais de 3 mil milhões de anos de evolução microbiana não podiam representar simplesmente uma longa e solitária caminhada, um tanto sombria, no friso cronológico da vida em que pouco ou nada de relevante se passou; antes pelo contrário, para Margulis, havia poucas dúvidas de que teria sido precisamente graças a essa evolução microbiana que a vida veio a ser como é.

A ideia subjacente à história da origem das células eucarióticas não é difícil de ser explicada: dois organismos, uma bactéria heterotrófica (a-proteobactéria), no caso das células heterotróficas, ou uma bactéria fotossintética (cianobactéria), no caso das células fotossintéticas, é capturada por um organismo heterotrófico que, ao invés de a reconhecer como um intruso e de a integrar num vacúolo digestivo e assim a degradar, estabelece com ela uma relação simbiótica que acabará por resultar numa série de transformações tanto celulares como moleculares que, ao fim de um certo tempo, dão lugar à *emergência* de um novo organismo com novas qualidades, o que acabará por conferir a esse novo organismo uma vantagem evolutiva em função das suas circunstâncias. Em boa verdade, esta ideia foi explorada muito antes de Lynn Margulis, sobretudo pela escola russa de botânicos⁴⁰ (Andrey Faminetsyn, Constantin Mereschkowsky, Boris Kozo-Polyansky, entre outros), que Margulis, aliás, conhecia mal⁴¹.

No entanto, é provável que a ideia fosse poderosíssima, pois ela ressoou em diferentes personagens e em diferentes contextos. De facto, ao mesmo tempo que Margulis via o seu trabalho enfim publicado no *Journal of Theoretical Biology*, um pequeno artigo surgia na *Nature*, intitulado *Evolution of eucaryotic cells* (1967), da autoria de Jostein Goksøyr, professor de microbiologia na Universidade de Bergen, na Noruega, no qual é apresentada, de um modo extraordinariamente sucinto (o artigo ocupa menos de uma página), uma hipótese para a origem da célula eucariótica fotossintética a partir de formas procariotas.⁴² Seja como for, apesar da simplicidade da ideia, que

⁴⁰ A este propósito, cf. Liya Nikolaevna Khakhina (1992). *Concepts of Symbiogenesis. A historical and critical study of the research of Russian botanists* (Ed. By Lynn Margulis and Mark McMenamin, Trans. By Stephanie Merkel and Robert Coalson). New Haven and London: Yale University Press.

⁴¹ A única referência a Mereschkowsky, no artigo de Margulis de 1967, foi retirada da obra de Edmund B. Wilson, *The cell in development and heredity* (1925) que, por sua vez, fez referência a Mereschkowsky através do artigo *The evolution of the cell* (1915), de Edward A. Minchin, ou seja, a referência a Mereschkowsky, no artigo de Margulis, é feita através de uma fonte terciária.

⁴² Há, neste caso, uma certa semelhança com o de Darwin e de Wallace, em que este apresenta àquele a teoria da origem das espécies por seleção natural de uma forma extraordinariamente

muitos usaram como pretexto para a destruir, prová-la revelou-se um verdadeiro desafio. Afinal, no quadro de uma comunidade científica demasiado crente das teorias neodarwinistas, como admitir sequer o atrevimento de se considerar a possibilidade de a evolução fazer-se não apenas através da mutação e da recombinação génica, mas também através da «fusão» de organismos filogeneticamente distintos?

O caminho fez-se caminhando, até que entra em cena a biologia molecular, e o sequenciamento de DNA, e a genómica, e a filogenómica, e a genómica comparativa, que, segundo John Archibald (2011), «provaram, para além de todas as dúvidas, os princípios centrais da hipótese endossimbionte para a origem das mitocôndrias e dos plastos e, ao mesmo tempo, revelaram a complexidade genética e genómica dos eucariotas modernos, complexidade essa que era inimaginável décadas antes».

Hoje, sabemos que a fotossíntese surgiu, há mais de 2,5 mil milhões de anos (Planavsky et al., 2014), nos antepassados das actuais cianobactérias e que, há cerca de 1,5 mil milhões de anos (Parfrey et al., 2011), as células eucarióticas heterotróficas (isto é, que tinham já núcleo e mitocôndrias) adquiriram, através de uma endossimbiose com essas mesmas cianobactérias fotossintéticas, a capacidade de realizarem fotossíntese oxigénica (Martin et al., 2002), mudando assim, para sempre, o curso da evolução da vida na Terra. Ademais, ocorrem nos plastos uma variedade de outros processos bioquímicos, como a biossíntese de ácidos gordos, de aminoácidos ou de isoprenóides (Rolland et al., 2012), cuja importância é atestada pelo facto de, mesmo em organismos que acabaram por perder, secundariamente, a fotossíntese, persistirem plastos (Cenci, Moog & Archibald, 2017).

Hoje, sabemos que este evento ocorreu num ancestral partilhado por três linhagens: os glaucófitos (*Glaucophyta*), os rodófitos (*Rhodophyta*) e os *Chloroplastida*, este último incluindo as algas verdes e as plantas verdes (Reyes-Prieto et al., 2007). Hoje, enfim, sabemos muito mais daquilo que sabíamos há 50 anos, quando Lynn Margulis publicou o seu artigo seminal sobre a origem das células eucarióticas, e sabemos mais sobretudo no que diz respeito ao processo simbiótico que deu origem às células eucarióticas, em geral, e às células eucarióticas fotossintéticas, em particular. A ideia de Margulis sobreviveu.

resumida, o que contrasta com o «resumo» de Darwin de cerca de 500 páginas. É claro que, à semelhança de Darwin, Margulis apresenta no seu extenso artigo um conjunto de factos citológicos, bioquímicos e paleontológicos que cumprem a função essencial de suportar a teoria, algo que Goksoyr se escusa a fazer.

4.2.2 *As implicações celulares, moleculares e metabólicas do processo endossimbiótico*

Em organismos unicelulares, sobretudo protozoários, a captura de bactérias e de partículas exógenas é um evento bastante comum e que tem como objectivo a extração de nutrientes. Este processo, denominado de *fagocitose*, é actualmente bem conhecido (Alberts et al., 2002, pp.746-748). Numa primeira fase, as partículas são fagocitadas e incluídas em vacúolos digestivos (fagossomas). Estes, por sua vez, fundem-se com os lisossomas, que transportam as hidrolases ácidas, ocorrendo assim uma digestão do conteúdo. Daqui resultam pequenas moléculas (ácidos gordos, aminoácidos ou açúcares) que passam depois para o citosol para aí serem usadas em outras funções celulares. No final, os corpos contendo os resíduos não-digeridos fundem-se com a membrana celular, expelindo-os para o exterior. Ora, uma vez que a endossimbiose implica a captura, por parte de um organismo heterotrófico (Fig.3, Org.B), de um outro organismo (uma cianobactéria, Fig.3, Org.A), justamente por fagocitose, como explicar que este organismo não tenha sido digerido por aquele? Dito de outro modo, quão plausível é o processo de fagocitose (Fig.3a) ter falhado por algum motivo? Ademais, quão plausível é esse erro ter proporcionado uma oportunidade inovadora para a célula-hospedeira ter desenvolvido uma forma de nutrição baseada numa endossimbiose com um organismo que lhe é filogeneticamente estranho? Contudo, assim aconteceu. Segundo Cenci, Moog & Archibald (2017), é provável que as cianobactérias tenham sido inicialmente ingeridas como alimento, mas que as suas capacidades fotossintéticas se tenham revelado úteis para a célula hospedeira fagotrófica. De facto, as vantagens evolutivas devem ter sido extremamente poderosas. Aliás, basta recordar que, naquele tempo, o meio ambiente estava saturado em dióxido de carbono, de maneira que um metabolismo energético centrado na captura dessa molécula abundante, para dela extrair carbono essencial às funções celulares dos organismos, seria com certeza uma inovação destinada ao sucesso.

Seja como for, para além da plausibilidade ou até da probabilidade do evento, a verdade é que ele nem sequer nos é estranho. De facto, muito organismos heterotróficos são capazes de sequestrar plastos de algas por si predadas (um processo denominado de *cleptoplastia*), utilizando temporariamente a sua capacidade fotossintética. É, pois, o caso de grande parte dos dinoflagelados, um grupo de eucariotas unicelulares que contém organismos heterotróficos e autotróficos, e que são conhecidos por obterem plastos de grupos de algas filogeneticamente distintos entre si, ou então de alguns

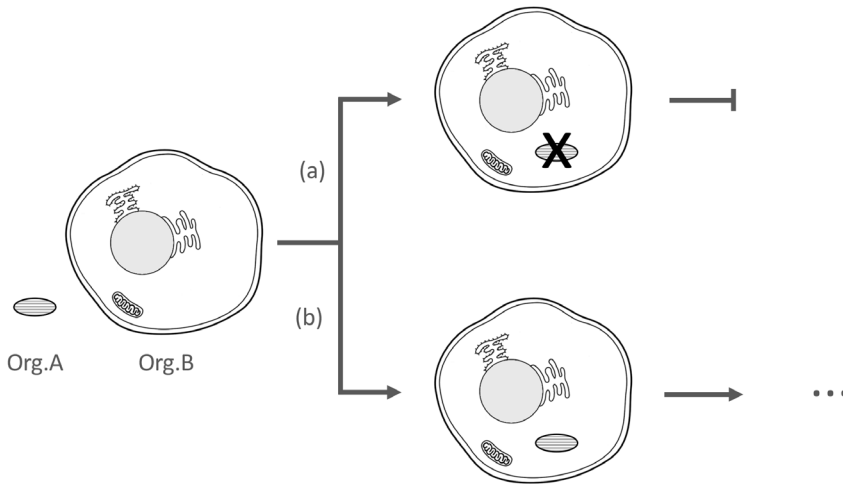


Fig.3 – Esquema representativo das possibilidades de acontecimento após o organismo A (Org.A) ter sido fagocitado pelo organismo B (Org.B): (a) O Org.A é digerido e eliminado; (b) Por algum motivo o Org.A não é digerido, mantendo-se no citosol do Org.B, dando assim início ao processo endossimbiótico.

gastrópodes, como as lesmas-do-mar do género *Elysia* (Rumpho et al., 2001), ou seja, o fenómeno não é raro.

Num outro nível, há também organismos que apresentam os dois modos tróficos em função das condições do ambiente. É o caso, por exemplo, do dinoflagelado *Dinophysis acuminata*. Quando o alimento é limitante, o *D. acuminata* pode obter entre 45% a 100% das suas necessidades de carbono a partir dos plastos fotossintéticos derivados de um criptófito (Kim & Archibald, 2010). Porém, esta percentagem diminui para 10% a 30% quando a sua presa é abundante (Hackett et al., 2004), ou seja, o *D. acuminata* tem uma capacidade (designada tecnicamente por mixotrofia) bastante eficiente de «perceber» as condições externas do meio em que está inserido e, assim, de acordo com aquilo que lhe é mais favorável do ponto de vista da sobrevivência da espécie, activar um ou outro modo de produção de energia. Esta capacidade permite, assim, que estes organismos apresentem uma plasticidade adaptativa bastante incomum perante um meio que é dinâmico e que está em permanente mudança. Talvez por isso estes organismos façam hoje parte do «jogo dos possíveis» da evolução e continuem a prosperar.

Porém, o que nos interessa aqui assinalar é o modo como os plastos se mantêm funcionais por longos períodos de tempo. No caso dos dinoflagelados do género *Dinophysis*, estes encontram-se amplamente distribuídos nos oceanos e incluem actualmente mais de 100 espécies. Aliás, os *Dinophysis* são bem conhecidos pela sua capacidade de sequestrar e usar plastos funcionais de criptófitos e, menos comum, de haptófitos (Johnson, 2011). Os plastos assim adquiridos apresentam-se rodeados por duas membranas e são desprovidos de nucleomorfo e de mitocôndrias (Park et al., 2008). Curiosamente, embora os plastos usados pelos dinoflagelados derivem de uma alga, reconhecem-se diferenças ultraestruturais entre os plastos retidos no interior de *Dinophysis* e os plastos que integram o criptófito de vida livre, o que sugere a ocorrência de transformações nesse processo de integração dos plastos (Johnson, 2011).

No caso concreto dos dinoflagelados *D. caudata* e *D. fortii*, os plastos derivados de criptófitos, adquiridos de um modo indirecto, mantêm-se funcionais por um período superior a um mês na ausência de nucleomorfo e de núcleo. Ora, uma vez que os plastos actuais dispõem de cerca de 200 genes que codificam proteínas (Kim & Archibald, 2009) e que, por isso mesmo, dependem da importação de proteínas codificadas pelo núcleo do «hospedeiro», como é que os plastos destes dinoflagelados se mantêm funcionais por um período tão extenso e ainda por cima na ausência de núcleo? A hipótese mais plausível é que essas proteínas essenciais ao funcionamento dos plastos têm origem no núcleo dos dinoflagelados. No entanto, se assim é, como é que o núcleo dos dinoflagelados recebeu esses genes plastidiais que codificam proteínas essenciais ao funcionamento dos plastos? Wisecaver & Hackett (2010), por exemplo, através de métodos de transcriptómica, identificaram no núcleo do dinoflagelado *D. acuminata* cinco genes potenciais de origem plastidial. Os produtos destes cinco genes contêm péptidos-sinal, isto é, sequências na região N-terminal das proteínas que estão eventualmente relacionadas com a translocação dessas mesmas proteínas através da dupla membrana plastidial. Assim, *D. acuminata* parece ter muito menos genes plastidiais no seu núcleo do que os dinoflagelados com plastos permanentes, o que sugere que a transferência adicional de genes que codificam proteínas dirigidas aos plastos deve ocorrer apenas quando os plastos estão plenamente integrados no hospedeiro dinoflagelado. Um outro aspecto interessante é que, destes cinco genes, apenas um tem origem no criptófito, sendo que os outros quatro derivam de outras fontes, como haptófitos e dinoflagelados contendo fucoxantinas. Em comparação com a *Elysia chlorotica*, por exemplo,

na qual se tem vindo a identificar potenciais genes plastidiais que derivam exclusivamente da alga *Vaucheria litorea*, no caso da *D. acuminata* pelo menos quatro genes têm uma origem múltipla. Esta diferença estará, muito provavelmente, relacionada com a estratégia trófica do *D. acuminata* que, ao contrário, da *E. chlorotica*, consome uma grande variedade de presas, incluindo algas fotossintéticas.

Ultrapassada a fase crítica de não-digestão do endossimbionte, tem início uma outra fase, isto é, tem início o *processo endossimbótico* propriamente dito (Fig.3b). Em termos gerais, e de um modo bastante simplificado, este processo é caracterizado por dois fenómenos: a transferência de material genético entre o simbionte e o núcleo do hospedeiro (Martin et al., 2002; Timmis et al., 2004), e depois o desenvolvimento de complexos de translocação membranares para que as proteínas essenciais ao funcionamento dos plastos, sintetizadas a partir da informação contida no núcleo do hospedeiro, possam assim atravessar a membrana do simbionte. No primeiro caso, sabe-se hoje que aproximadamente 90% dos genes que estavam presentes na cianobactéria de vida livre se perderam ou então foram transferidos para o núcleo da célula hospedeira (Archibald, 2015). De facto, quando se comparam os genomas plastidiais com os genomas das cianobactérias de vida livre verifica-se que estes codificam entre 2000 e 12 000 genes (Dagan et al., 2013), enquanto que os genomas plastidiais raramente têm mais do que 200 genes (Kim & Archibald, 2009), embora sejam necessárias mais de 1000 proteínas para que o plasto se mantenha funcional (de Vries & Archibald, 2018). Por sua vez, foram identificados, no genoma nuclear do hospedeiro, centenas de genes de origem cianobacteriana (Martin et al., 2002), confirmando assim a ocorrência da transferência de genes por via endossimbótica.

Uma das consequências mais imediatas deste processo foi, pois, a redução do genoma do endossimbionte. Porém, uma vez que a maior parte das proteínas essenciais ao bom funcionamento dos plastos passa a ser sintetizada a partir de genes localizados no núcleo da célula hospedeira, foi necessário que se desenvolvessem, ao mesmo tempo, complexos de translocação da membrana externa (TOC) e interna (TIC) do plasto (Shi et al., 2013; Soll & Schleiff, 2004). Traduzidas pelos ribossomas citoplasmáticos, tais proteínas adquirem um péptido-sinal na porção N-terminal que é depois reconhecido pelos complexos constantes nas membranas externa e interna do endossimbionte, permitindo assim a translocação das proteínas do citoplasma para o interior do plasto (Gould, Waller & McFadden, 2008). Curiosamente, para a constituição destes complexos concorreram activamente quer o endossimbionte quer o

hospedeiro (Archibald, 2017; Bhattacharya et al., 2007). Embora alguns autores considerem que a constituição de um sistema eficiente de importação de proteínas é o ponto crítico em que o endossimbionte cianobacteriano se torna num organito (Theissen & Martin, 2006), ambos os fenómenos – isto é, transferência endossimbiótica de genes e desenvolvimento de complexos de translocação de proteínas – parecem ter sido decisivos para a integração do endossimbionte na célula hospedeira (Nakayama & Archibald, 2012; Kim & Archibald, 2010; Bhattacharya et al., 2007).

No entanto, para além de todas estas transformações ao nível do genoma e do proteoma, o processo endossimbiótico implicou também, por parte da célula hospedeira, a aquisição e a evolução de novas vias metabólicas e de novos processos bioquímicos, em particular ao nível do metabolismo do amido, da fotossíntese e da fixação de carbono, e da biossíntese de aminoácidos. No caso do metabolismo do amido, armazenado sob a forma de amilose e de amilopectina (esta última permite o armazenamento de um maior número de unidades de glucose), intervêm na biossíntese várias enzimas com origem cianobacteriana, como a amido sintase ligada ao grânulo (GBSS), por exemplo, que é responsável pela síntese da amilose (Deschamps et al., 2008). Por sua vez, a via metabólica pela qual ocorre fixação de carbono, durante a fotossíntese, é o ciclo de Calvin, fixação essa que é catalisada por uma enzima, a ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), constituída por 16 subunidades, oito subunidades maiores (LSU) e 8 subunidades menores (SSU). Presente em todos os *Archaeplastida*, reconhecem-se quatro holoenzimas – as formas I, II, III e IV (Tabita et al., 2008), sendo a forma I aquela que é a mais comum, estando presente em plantas, algas, cianobactérias e na maior parte das proteobactérias fototróficas e quimiolitotróficas (Tabita, 1999). Todavia, o aspecto mais interessante relacionado com a biogénese da RuBisCO é o facto de o genoma plastidial conter o gene (*RbcL*) que codifica as LSU e o genoma nuclear conter o gene (*RbcS*) que codifica as SSU. Assim, para a RuBisCO assumir a sua conformação final, é necessário que haja, por um lado, a tradução de ambos os genes (*RbcL* e *RbcS*) nos diferentes compartimentos celulares e, por outro, a importação das SSU do núcleo para o plasto (Gruber & Feiz, 2018). Na biossíntese de aminoácidos, que ocorre tanto no citosol como nos plastos, estima-se que cerca de 40% das enzimas envolvidas no metabolismo de aminoácidos têm uma origem cianobacteriana. É, pois, o caso da glutamina sintetase, que provém da célula hospedeira, e da glutamato sintase dependente de ferredoxina, que provém das cianobactérias (Reyes-Prieto & Moustafa (2012).

O esclarecimento do processo endossimbiótico beneficiou sobremaneira com a descoberta de uma ameba de água doce a *Paulinella chromatophora*. Isolada pela primeira vez em 1894, pelo biólogo alemão Robert Lauterborn, a *P. chromatophora* oferece a rara possibilidade de observarmos «ao vivo» a fase inicial de uma eventual endossimbiose primária. De facto, esta ameba encerra habitualmente no seu citoplasma um ou dois corpos celulares, designados historicamente por *cianelas*, as quais se assemelham mais com cianobactérias de vida livre e menos com os plastos canónicos. As tais cianelas não podem ser cultivadas em laboratório, não parecem estar inseridas num vacúolo digestivo e dividem-se de modo sincrónico com o seu hospedeiro, sugerindo um certo grau de integração hospedeiro-endossimbionte (Archibald, 2006). Curiosamente, uma espécie muito próxima, a *P. ovalis*, apesar de não ser fotossintética, alimenta-se activamente de cianobactérias que são semelhantes às do género *Synechococcus*. A sequenciação completa do operão de rRNA do endossimbionte de *P. chromatophora* revelou a existência de uma relação filogenética robusta entre o endossimbionte e as cianobactérias actuais (Martin et al., 2005). Por sua vez, os estudos mostram ainda que o endossimbionte de *P. chromatophora* possui uma parede de peptidoglicano do tipo cianobacteriano. Embora seja hoje evidente que *P. chromatophora* adquiriu o seu aparelho fotossintético de modo independente da origem endossimbiótica de todos os outros plastos, uma questão importante permanece: em que medida o endossimbionte de *P. chromatophora* pode ser considerado um organito? Mais especificamente, qual a extensão da integração genética entre hospedeiro e componentes do endossimbionte da *P. chromatophora*? Trata-se, pois, de uma questão complicada, uma vez que implica identificar, no processo endossimbiótico, uma espécie de «ponto sem retorno», a partir do qual o endossimbionte perde a sua autonomia enquanto organismo de vida livre, passando a fazer parte integral do hospedeiro. Contudo, não se trata de uma mera concrecência, de um empréstimo de funções, mas antes de uma transformação quantitativa de ambas as partes envolvidas no processo e de tal modo que, no final, se é que há um final, o resultado é um novo organismo dotado de propriedades inovadoras, isto é, de uma nova biologia, sobre as quais a selecção natural poderá actuar.

5. Conclusão

Habitualmente, a iconografia representativa do fenómeno simbiótico faz uso da imagem aritmética « $1+1=1$ », procurando assim evidenciar, de um

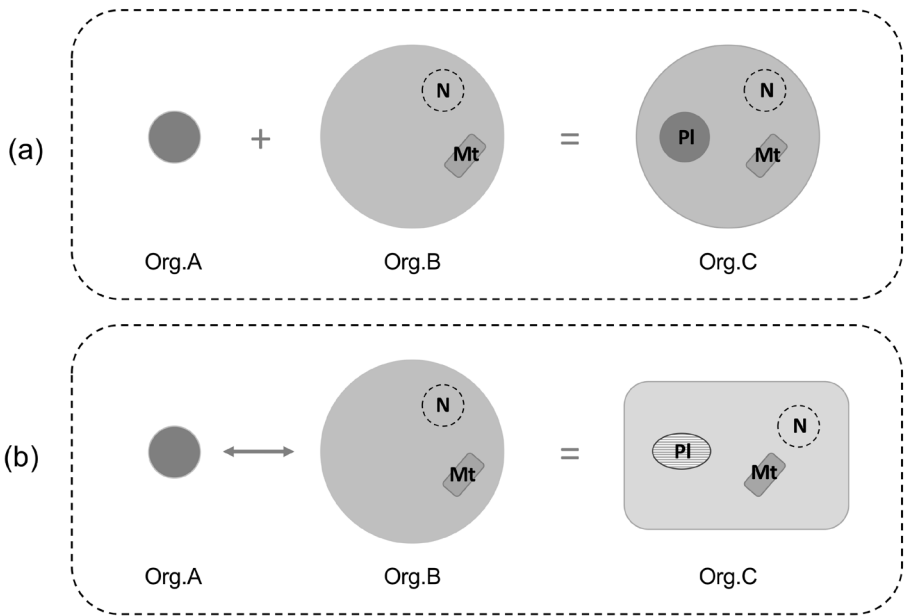


Fig.4 – (a) Esquema habitualmente usado para representar o processo endossimbiótico, em que o organismo C resulta tão-somente da sobreposição, isto é, do somatório das imagens dos organismos A e B; (b) Representação fiel do processo endossimbiótico, em que a relação simbiótica entre os organismos A e B resulta na emergência de um organismo C, que não existia e que constitui uma total novidade, razão pela qual surge aqui representado simbolicamente com uma forma distinta. Legenda: N – Núcleo; Mt – Mitocôndria; Pl – Plasto.

modo particular, o resultado final, isto é, da associação entre dois organismos resulta um outro organismo (Fig.4a). Porém, no nosso entender, esta imagem é equívoca em relação ao processo simbiótico. De facto, ao representar o organismo C como uma mera sobreposição das formas A e B, que surgem aqui como que imutáveis, ela induz a ideia de que as transformações que ocorrem no processo simbiótico são como que invisíveis, ou seja, como se não tivessem qualquer impacto no «todo». Ora, se entendermos este processo como competente para gerar novidade, teremos de reconhecer que C não poderá nunca ser representado como uma simples reprodução de B com A no seu interior. Neste sentido, uma iconografia que queira ser fiel ao processo simbiótico, em particular nas suas implicações celulares,

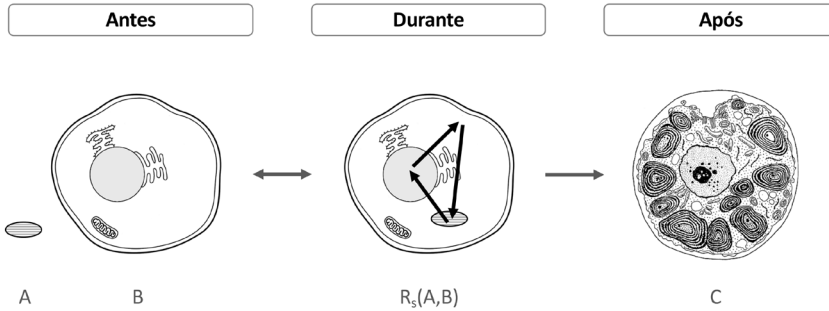


Fig.5 – Visão simplificada das transformações operadas pelo processo endossimbiótico: «antes», tínhamos dois organismos autônomos, em que A correspondia a um organismo fotossintético e B a um organismo heterotrófico; «durante» ocorreram uma série de transformações quantitativas sobre os elementos envolvidos na relação simbiótica entre A e B; «após» obtemos já um novo organismo C, com uma nova estrutura celular e molecular e com novas propriedades metabólicas.

moleculares e metabólicas, então ela deve representar C necessariamente diferente de A e B (Fig.4b).

Ademais, ainda que se reconheça que a imagem aritmética « $1+1=1$ » apresente vantagens cognitivas, dada a sua simplificação, a verdade é que o processo simbiótico tem pouco a ver com a ideia de adição ou de combinação que a soma expressa, isto é, uma operação em que se juntam duas ou mais parcelas para se obter um número total. O processo simbiótico – ele próprio um processo dinâmico – implica *necessariamente* o desenvolvimento de transformações qualitativas recíprocas. É, pois, *pela* relação simbiótica entre organismos distintos que ocorrem fenômenos qualitativamente transformadores, é *da* relação simbiótica causal que emerge o diferente, enfim, é *com* a relação simbiótica que o devir vida se constrói.

Ora, a este respeito, o processo endossimbiótico, que deu origem à emergência das células eucarióticas fotossintéticas, parece ser um caso bastante eloquente. Como vimos, o processo endossimbiótico faz-se através de uma relação dinâmica, construtora e transformadora entre os organismos envolvidos, com implicações celulares, moleculares e metabólicas, isto é, ao nível da existência, mas também ao nível da identidade. Neste sentido, o processo endossimbiótico (Fig.5), ao implicar transformações quantitativas

profundas, quer no genoma e no proteoma dos organismos envolvidos, quer nas suas próprias estruturas celulares e moleculares, parece concluir-se, por um lado, com a transformação do organismo endossimbionte a organito e, portanto, à perda da sua autonomia biológica enquanto espécie, e, por outro, à *emergência* de um novo organismo com uma nova estrutura, novas propriedades e novas capacidades causais a si associadas, isto é, um organismo que deixou de ser heterotrófico e passou a ser autotrófico. Dito de outro modo, pelo processo endossimbiótico obteve-se novidade e inovação, mas também diversidade e complexidade celular, a base para a formação de novas espécies, a conquista de novos habitats e, em última análise, a transformação do planeta Terra. E convém lembrar que tudo isto só foi possível porque, há cerca de 2,5 mil milhões de anos, uns seres microscópicos, cujo papel para a posterior evolução da vida na Terra teimamos a desprezar e a desconsiderar, *inventaram* a fotossíntese.

Referências bibliográficas

- Ahmadjian, V. (1993). The lichen photobiont – what can it tell us about lichen systematics? *Bryologist* 96: 310-313.
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, R. & Walter, P. (2002). *Molecular biology of the cell*, 4th edition. New York: Garland Science.
- Alexander, S. (1920). *Space, Time, and Deity*. London: Macmillan.
- Archer, M. (1995). *Realist Social Theory: The Morphogenetic Approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Archibald, J.M. (2005). Jumping genes and shrinking genomes-probing the evolution of eukaryotic photosynthesis using genomics. *IUBMB Life* 57:539-547.
- Archibald, J.M. (2006). Endosymbiosis: Double-Take on Plastid Origins. *Current Biology* 16:R690-R692.
- Archibald, J.M. (2011). Origin of eukaryotic cells: 40 years on. *Symbiosis* 54:69-86.
- Archibald, J.M. (2015). Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. *Curr. Biol.* 25:R911-R921.
- Archibald, J.M. (2017). Evolution: Protein import into a nascent photosynthetic organelle. *Curr. Biol.* 27:R1004-1006.
- Aristotle (1933). *Metaphysics, Volume I: Books 1-9*. Translated by Hugh Tredennick. Loeb Classical Library 271. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Atlan, H. (1979). *Entre le Cristal et la Fumée. Essai sur l'organisation du vivant*. Paris: Seuil.

- Atlan, H. (1993). *Enlightenment to Enlightenment: Inter-critique of Science and Myth*, Albany: State University of New York Press.
- Atlan, H. (1999). *La fin du tout génétique? Vers de nouveaux paradigmes en biologie*, Paris: INRA.
- Atlan, H. & Koppel (1990). The Cellular Computer DNA: Program or Data?. *Bulletin of Mathematical Biology*, 52 (3), pp. 335-348.
- Auyang, S. (1999). *Foundations of Complex-System Theories – In Economics, Evolutionary Biology, and Statistical Physics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Battacharya, D., Archibald, J., Weber, A. & Reyes-Prieto, A. (2007). How do endosymbionts become organelles? Understanding early events in plastid evolution. *BioEssays* 29:1239-1246.
- Bechtel, W. (2006). *Discovering Cell Mechanisms: The Creation of Modern Cell Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bechtel, W. (2011). Mechanism and Biological Explanation. *Philosophy of Science*, 78 (4), pp. 533-557.
- Bechtel, W. & Abrahamsen, A. (2005). Explanation: A Mechanist Explanation. *Studies in the History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*, 36, pp. 421-441.
- Bechtel, W. & Abrahamsen, A. (2010). Dynamic mechanistic explanation: computational modeling of circadian rhythms as an exemplar for cognitive science. *Studies in History and Philosophy of Science*, 41 (2010): 321-333.
- Bechtel, W. & Hamilton, A. (2007). Reduction, integration, and the unity of science: natural, behavioral, and social sciences and the humanities. In: *Handbook of the Philosophy of Science: General Philosophy of Science – Focal Issues*, Volume editor: Theo Kuipers. General editors: D. M. Gabbay, P. Thagard and J. Woods. North Holland: Elsevier BV, pp. 377-430.
- Bechtel, W. & Richardson, R. (2010), *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*, Cambridge (Mass.): The MIT Press.
- Beckerman, A. et al., Flohr, H. and Kim, J. (eds.) (1992). *Emergence or Reduction? Essays on the Prospects of Nonreductive Physicalism*. Berlin: Walter de Gruyter.
- Bedau, M. (1997). Weak Emergence. In: J. Tomberlin (ed.). *Philosophical Perspectives: Mind, Causation, and World*, vol. 11. Malden (Mass.): Blackwell, pp. 375-399.
- Bedau, M. & Humphreys, P. (2006). *Emergence: Contemporary Readings in Science and Philosophy*. Cambridge: The MIT Press.
- Bohm, D. (1984). *Causality and Chance in Modern Physics [1957]*. London: Routledge.
- Boogerd et al. (2005). Emergence and Its Place in Nature: A Case Study of

- Biochemical Networks. *Synthese*, 145: 131-164.
- Borghini, A. (2016). *A Critical Introduction to the Metaphysics of Modality*. London-New York: Bloomsbury.
- Borghini, A and Williams, N.E. (2008). A Dispositional Theory of Possibility. *Dialectica*, 62, pp. 21-41.
- Broad, C. D. (1925). *The Mind and Its Place in Nature*. London: Routledge and Kegan Paul.
- Cenci, U., Moog, D. & Archibald, J.M. (2017). Origin and spread of plastids by endosymbiosis. In: M. Grube, L. Muggia & J. Seckbach (Eds.), *Algal and cyanobacteria symbioses* (pp.43-81). Washington, D.C.: World Scientific Publishing.
- Cohen, I.R. & Atlan, H. (2006). Genetics as Explanation. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., pp. 1-7 (DOI: 10.1002/9780470015902.a0005881).
- Corning, P.A. (1983). *The Synergism Hypothesis: A Theory of Progressive Evolution*. Blacklick, Ohio, USA: McGraw-Hill.
- Corning, P.A. (1997). Holistic Darwinism: «Synergism Selection» and the Evolutionary Process. *Journal of Social and Evolutionary Systems* 20:363-400.
- Corning, P.A. (1998). The Synergism Hypothesis: On the Concept of Synergy and Its Role in the Evolution of Complex Systems. *Journal of Social and Evolutionary Systems* 21(2):133-172.
- Corradini, A. & O'Connor, T. (eds.) *Emergence in Science and Philosophy*, London: Routledge.
- Dagan, T., Roettger, M., Stucken, K., Landan, G., Koch, R., Major, P., Gould, S.B., Goremykin, V.V., Rippka, R., de Marsac, N.T., Gugger, M., Lockhart, P.J., Allen, J.F., Brune, I., Maus, I., Pühler, A. & Martin, W.F. (2013). Genomes of Stigonematalean Cyanobacteria (Subsection V) and the Evolution of Oxygenic Photosynthesis from Prokaryotes to Plastids. *Genome Biology and Evolution* 5(1):31-44.
- de Vries, J. & Archibald, J.M. (2018). Plastid autonomy versus nuclear control. In S.-M. Chaw & R. Jansen (Eds.), *Advances in Botanical Research* 85.
- Delattre, P. (1971). *L'Évolution des Systèmes Moléculaires: Bases théoriques. Applications à la Chimie et à la Biologie*, Paris: Maloine.
- Deschamps, P., Colleoni, C., Nakamura, Y., Suzuki, E., Putaux, J.L., Buléon, A., Haebel, S., Ritte, G., Steup, M., Falcón, L.I., Moreira, D., Löffelhardt, W., Raj, J.N., Plancke, C., d'Hulst, C., Dauvillée, D. & Ball, S. (2008). Metabolic symbiosis and the birth of the plant kingdom. *Mol Biol Evol* 25(3):536-548.
- Dumouchel, P. e Dupuy, J.-P. (dir.) (1983). *L'Auto-organisation: De la Physique au Politique* (Colloque de Cerisy), Paris: Seuil.

- Djokic, T., Van Kranendonk, M.J., Campbell, K.A., Walter, M.R. & Ward, C.R. (2017). Earliest signs of life on land preserved in ca. 3.5 Ga hot spring deposits. *Nature Communications* 8:15263. doi: 10.1038/ncomms15263
- Feltz, B., Crommenlick, M. e Goujon, Ph. (eds.) (1999). *Auto-Organisation et Émergence dans les Sciences de la Vie*. Bruxelles: Ousia.
- Fine, K. (1999). Things and Their Parts. *Midwest Studies in Philosophy* 23, pp. 61-74.
- Friedl, T. & Büdel, B. (2008). Photobionts. In: T. H. Nash III (ed.) *Lichen Biology* (pp. 7-26). New York: Cambridge University Press.
- Garson, J. (2006). Emergence. In: S. Sarkar e J. Pfeifer (eds.), *The Philosophy of Science: An Encyclopedia*. New York: Routledge, pp. 230-235.
- Gilbert, S. & Barresi, M. (2016). *Developmental Biology*. 11th Edition. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates.
- Gilbert, S. e Sarkar, S. (2000). Embracing Complexity: Organicism for the 21st Century. *Developmental Dynamics*, 219, pp. 1-9.
- Gillett, C. (2016). *Reduction and Emergence in Science and Philosophy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Glennan, S. (2017). *The New Mechanical Philosophy*, Oxford: Oxford University Press.
- Glennan, S. & Illari, P. (eds.) (2017). *The Routledge Handbook of Mechanisms and Mechanical Philosophy*. New York: Routledge.
- Gould, S.B., Waller, R.F. & McFadden, G.I. (2008). Plastid evolution. *Annu Rev Plant Biol* 59:491-517.
- Grube M. & Hawksworth D.L. (2007). Trouble with lichen: the re-evaluation and re-interpretation of thallus form and fruit body types in the molecular era. *Mycological Research* III:1116-1132
- Grube, M. & Berg, G. (2009). Microbial consortia of bacteria and fungi with focus on the lichen symbiosis. *Fungal Biology Reviews* 23(3):72-85.
- Grube, M., Cardinale, M., Castro, J., Müller, H. & Berg, G. (2009). Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. *The ISME Journal* 3(9):1105-1115.
- Gruber, A.V. & Feiz, L. (2018). Rubisco assembly in the chloroplast. *Front Mol Biosci* 5:24.
- Hackett, J.D., Anderson, D.M., Erdner, D.L. & Bhattacharya, D. (2004). Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment. *Am J Bot* 91:1523-1534.
- Hempel, C. (1965). *Aspects of Scientific Explanation and Other Essays in the Philosophy of Science*. New York: The Free Press.
- Hendry (2013). The Metaphysics of Molecular Structure. In: Karakostas and

- Dieks (eds.), *EPSA11: Perspectives and Foundational Problems in Philosophy of Science*. Cham: Springer, pp. 331-342.
- Hill, D.J. (2009). Asymmetric co-evolution in the lichen symbiosis caused by a limited capacity for adaptation in the photobiont. *Botanical Review* 75(3):326-338.
- Honegger, R. (2001). The symbiotic phenotype of lichen-forming ascomycetes. In B. Hock (ed.), *The Mycota. Fungal Associations* (vol.9, pp.165-188). Berlin: Springer-Verlag.
- Humphreys, P. (2006). Emergence. In: D. Borchert (ed.). *The Encyclopedia of Philosophy* (2nd ed.), vol. 3. New York: Macmillan, pp. 190-194.
- Humphreys, P. (2016). *Emergence: A Philosophical Account*. Oxford: Oxford University Press.
- Hüttemann, A. (2004). *What's Wrong with Microphysicalism?* London: Routledge.
- Hüttemann, A. & Love, A. (2016). Reduction. In: Humphreys (ed.), *The Oxford Handbook of Philosophy of Science*. Oxford: Oxford University Press.
- Johnson, M.D. (2011). The acquisition of phototrophy: adaptive strategies of hosting endosymbionts and organelles. *Photosynth Res* 107(1):117-132.
- Johnston, M. (2006). Hylomorphism. *The Journal of Philosophy*, 103, pp. 652-698.
- Keller, E.F. (1995). *Refiguring Life: Metaphors of Twentieth-Century Biology*. New York: Columbia University Press.
- Kim, J. (1993). *Supervenience and Mind*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kim, J. (1998). *Mind in a Physical World*. Cambridge (Mass.): The MIT Press.
- Kim, E. & Archibald, J.M. (2009). Diversity and evolution of plastids and their genomes. In: H. Aronsson & A. S. Sandelius (Eds), *The Chloroplast – Interactions with the Environment* (pp.1-39). Berlin: Springer-Verlag.
- Kim, E. & Archibald, J.M. (2010). Plastid evolution: gene transfer and the maintenance of ‘stolen’ organelles. *BMC Biology* 8:73.
- Koslicki, K. (2008). *The Structure of Objects*. Oxford: Oxford University Press.
- Levins, R. (2017). Complex Systems. In: Waddington C.H. (ed.). *Organization, Stability & Process: Towards a Theoretical Biology*, vol. 3. [1970]. New York: Routledge, pp. 73-87.
- Lewes, G. H. (1875). *Problems of Life and Mind*, vol. 2. London: Kegan Paul, Trench, Turbner, & Co.
- Lewis, D. (1986). *Philosophical papers*, vol. II. Oxford: Oxford University Press.
- Lewis, D. (1994). Humean supervenience debugged. *Mind*, 103, pp. 473-490.
- Lewontin, R. (1982). Organism and environment. In: H. C. Plotkin (ed.). *Learning, Development and Culture*. New York: Wiley, pp. 151-172.
- Lewontin, R. (1983). Gene, Organism, and Environment. In: D. S. Bendall

- (ed.), *Evolution: From Molecules to Men*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 273-285.
- Lewontin, R. (2000). *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*, Cambridge (Mass.)/London (England): Harvard University Press.
- Longino, J.T. (1991). Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. *Journal of Natural History* 25(6):1571-1602.
- Lowe, E. J. (1998). *The Possibility of Metaphysics: Substance, Identity, and Time*. Oxford: Clarendon Press.
- Lücking, R., Lawrey, J.D., Sikaroodi, M., Gillevet, P.M., Chaves, J.L., Sipman, H.J. & Bungartz, F. (2009). Do lichens domesticate photobionts like farmers domesticate crops? Evidence from a previously unrecognized lineage of filamentous cyanobacteria. *Am. J. Bot.* 96(8):1409-1418.
- Mahner, M. & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.
- Margulis, L. & Guerrero, R. (1991), Two plus Three Equal One. Individuals Emerge from Bacterial Communities. In: W.I. Thompson, *Gaia 2: Emergence. The New Science of Becoming* (pp.50-67). Steiner Books.
- Martin, B., Nowack, E.C.M. & Melkonian, M. (2005). A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. *Curr. Biol.* 15:425-432.
- Martin, W., Rujan, T., Richly, E., Hansen, A., Cornelsen, S., Lins, T., Leister, D., Stoebe, B., Hasegawa, M. & Penny, D. (2002). Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *PNAS* 99:12246-12251.
- Mill, J.S. (1974), *A System of Logic Ratiocinative and Inductive*, Books I-III [1843]. In: *Collected Works of John Stuart Mill*, vol. VII. University of Toronto Press/Routledge & Kegan Paul.
- Morgan, L. (1923). *Emergent Evolution (The Gifford Lectures delivered in the University of St. Andrews in the year of 1922)*. London: Williams and Norgate.
- Nagel, E. (1952). Wholes, Sums, and Organic Unities. *Philosophical Studies*, 3 (2), pp. 17-32.
- Nägeli C.W. & Schwendener S. (1865). *Das Mikroskop. I. Teil. Die Theorie des Mikroskops und die mikroskopische Wahrnehmung*. Leipzig.
- Nägeli C.W. & Schwendener S. (1867), *Das Mikroskop. II. Teil. Die Anwendung des Mikroskops*. Leipzig.
- Nakayama, T. & Archibald, J.M. (2012). Evolving a photosynthetic organelle. *BMC Biol.* 10:35.
- Nicolis, G. & Prigogine, I. (1989), *Exploring Complexity*. New York: W. H. Freeman

- and Co.
- Odum, E.P. (1971). *Fundamentals of Ecology* (3.^a edição). Philadelphia: W.B. Saunders.
- Oppenheim, P. and Putnam, H. (1958). Unity of Science as a Working Hypothesis. In: H. Feigl et al. (eds.). *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, vol. 2. Minneapolis: University of Minnesota Press, pp. 3-36.
- Oyama, S. (2000a). *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution* (2th ed., revised and expanded). Durham: Duke University Press.
- Oyama, S. (2000b). *Evolution's Eye: A Systems View of the Biology-Culture Divide*. Durham and London: Duke University Press.
- Oyama S, Griffiths P. & Gray R. (eds.) (2001). *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge: MIT Press.
- Parfrey, L.W., Lahr, D.J., Knoll, A.H. & Katz, L.A. (2011). Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:13624-13629.
- Park, M.G., Park, J.S., Kim, M. & Yih, W. (2008). Plastid dynamics during survival of *Dinophysis caudata* without its ciliate prey. *J Phycol* 44:1154-1163.
- Piaget, J. (1970a). *Structuralism*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Piaget, J. (1970b). *L'Épistémologie Génétique*. Paris: PUF.
- Planavsky, N.J., Asael, D., Hofmann, A., Reinhard, C.T., Lalonde, S.V., Knudsen, A., Wang, X., Ossa Ossa, F., Pecoits, E., Smith, A.J.B., Beukes, N.J., Bekker, A., Johnson, T.M., Konhauser, K.O., Lyons, T.W. & Rouxel, O.J. (2014). Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation Event. *Nature Geosci* 7:283-286.
- Quine, W. (2008). The Way the World Is [1986]. In: *Confessions of a Confirmed Extensionalist and Other Essays* (D. Føllesdal and D. Quine, eds.). Cambridge (Mass.): Harvard University Press, pp. 166-171.
- Rescher, N. & Oppenheim, P. (1955). Logical Analysis of Gestalt Concepts. *The British Journal for the Philosophy of Science*, Vol. VI, N° 22, pp. 89-106.
- Reyes-Prieto, A., Hackett, J.D., Soares, M.B., Bonaldo, M.F. & Bhattacharya, D. (2006). Cyanobacterial contribution to algal nuclear genomes is primarily limited to plastid functions. *Curr Biol* 16:2320-2325.
- Reyes-Prieto, A. & Moustafa, A. (2012). Plastid-localized amino acid biosynthetic pathways of *Plantae* are predominantly composed of non-cyanobacterial enzymes. *Sci Rep* 2:955.
- Richardson, R. & Stephen, A. (2007). Emergence. *Biological Theory* 2 (1), pp. 91-96.
- Robert, J. S. (2004). *Embryology, Epigenesis, and Evolution: Taking Development Seriously*.

- Cambridge: Cambridge University Press.
- Rolland, N., Curien, G., Finazzi, G., Kuntz, M., Maréchal, E., Matringe, M., Ravel, S. & Seigneurin-Berny, D. (2012). The biosynthetic capacities of the plastids and integration between cytoplasmic and chloroplast processes. *Annu Rev Genet* 46:233-264.
- Rose, S. (1997). *Lifelines. Biology, Freedom, Determinism*. London: Allen Lane.
- Rumpho, M.E., Summer, E.J., Green, B.J., Fox, T.C. & Manhart, J.R. (2001). Mollusc/algal chloroplast symbiosis: how can isolated chloroplasts continue to function for months in the cytosol of a sea slug in the absence of an algal nucleus? *Zoology* 104(3-4):303-312.
- Sanders, W. B. (2001). Lichens: The interface between mycology and plant morphology. *Bioscience* 51:1025-1035.
- Santos, G. (2016). O Significado Filosófico da Teoria dos Sistemas em Desenvolvimento na Biologia. In: A. Barbosa & R. Santos (Eds.), *Questões de Vidas: Fulgurações Interdisciplinares*. Lisboa: Centro de Bioética da Faculdade de Medicina da Universidade de Lisboa, pp.135-160.
- Santos, G. (2015b). Ontological Emergence: How is that possible? Towards a new Relational Ontology. *Foundations of Science*, 20 (4), pp. 429-446.
- Santos, G. (2015a). Upward and Downward Causation from a Relational-Horizontal Ontological Perspective. *Axiomathes*, 25 (1), pp. 23-40.
- Santos, G. (2013). Philosophy and Complexity. *Foundations of Science* 18, Special Issue (4): Philosophy and Complexity, pp. 681-686.
- Sapp, J. (1994). *Evolution by Association. A History of Symbiosis*. USA: Oxford University Press.
- Sawyer, K. (2005). *Social Emergence: Societies As Complex Systems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Schneider, A. (1897). *A Text-Book of General Lichenology, with Descriptions and Figures occurring in the Northeastern United States*. Binghamton, New York: Willard N. Clute & Company. doi: 10.5962/bhl.title.3774
- Seckbach, J. (2002). Living together one inside the other. In: J. Seckbach (ed.), *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems* (pp.xvii-xviii). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Shapiro, S. (1997). *Philosophy of Mathematics: Structure and Ontology*. Oxford: Oxford University Press.
- Shi, L.X. & Theg, S.M. (2013). The chloroplast protein import system: From algae to trees. *Biochim Biophys Acta* 1833(2):314-331.
- Silberstein, M. & McGeever, J. (1999). The Search for Ontological Emergence. *The Philosophical Quarterly*, 49 (195), pp. 182-200.

- Simon, H. (1962). The Architecture of Complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society*. vol. 106 (6), pp. 467-482.
- Simons, P. (1987). *Parts: A Study in Ontology*. New York: Oxford.
- Simons, P. (2006). Real Wholes, Real Parts: Mereology Without Algebra. *The Journal of Philosophy*, 103, pp. 597-613.
- Soll, J. (2001). Toc, Tic, and chloroplast protein import. *Biochimica et Biophysica Acta* 1541:64-79.
- Soll, J. & Schleiff, E. (2004). Protein import into chloroplasts. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol* 5:198-208.
- Stephen, A. (1999). Varieties of Emergentism. *Evolution and Cognition*, 5, pp. 49-59.
- Strohman, R. (1997). Epigenesis and Complexity: The coming Kuhnian revolution in biology. *Nature Biotechnology* 15, pp. 194-200.
- Tabita, F.R. (1999). Microbial ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: a different perspective. *Photosynth Res* 60:1-28.
- Tabita, F.R., Satagopan, S., Hanson, T.E., Kreef, N.E. & Scott, S.S. (2008). Distinct form I, II, III, and IV Rubisco proteins from the three kingdoms of life provide clues about Rubisco evolution and structure/function relationships. *J Exp Bot* 59:1515-1524.
- Theissen, U. & Martin, W. (2006). The difference between organelles and endosymbionts. *Curr Biol* 16:R1016-R1017.
- Timmis, J.N., Ayliffe, M.A., Huang, C.Y. & Martin, W. (2004). Endosymbiotic gene transfer: Organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nature Reviews Genetics* 5:123-135.
- Trembley, M.L., Ringli, C. & Honegger, R. (2002). Morphological and molecular analysis of early stages in the resynthesis of the lichen *Baeomyces rufus*. *Mycological Research* 106:768-776.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociology: A new synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, J. (2015). Metaphysical Emergence: Weak and Strong. In: T. Bigaj & C. Wüthrich (eds.). *Metaphysics in Contemporary Physics*. Poznan Studies in the Philosophy of the Sciences and the Humanities. Leiden-Boston: Brill-Rodopi, pp. 345-402.
- Wimsatt, W. (2006). Aggregate, composed, and evolved systems: Reductionistic heuristics as means to more holistic theories. *Biology and Philosophy*, 21, pp. 667-702.
- Wimsatt, W. (2007). *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings: Piecewise Approximations to Reality*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Wimsatt, W. & Sarkar, S. (2006). Reductionism. In: S. Sarkar and J. Pfeifer

(eds.). *The Philosophy of Science: An Encyclopedia*. New York-London: Routledge, pp. 696-703.

Wisecaver, J.H. & Hackett, J.D. (2010). Transcriptome analysis reveals nuclear-encode proteins for the maintenance of temporary plastids in the dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *BMC Genomics* 11:366.