

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR

Uma breve análise histórica dos conceitos de espécie, com ênfase nos aspectos científicos/epistemológicos do conceito de espécie de Balduino Rambo (1959)

Aline Silva Maciel
Orientador: Aldo Mellender de Araújo

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da UFRGS como requisito para a obtenção do grau de Mestre.

Porto Alegre, março de 2018

Instituição financiadora

CNPq – Conselho Nacional de Pesquisa

Agradecimentos

Ao Aldo, meu orientador, por ter me apresentado um trabalho que jamais eu haveria imaginado em fazer. Obrigada pela confiança, pelo apoio e ensinamentos. Obrigada também pelas conversas no chimarrão consciência (com ciência), juntamente com a Tizi, e a Eti, foram momentos muito agradáveis e que sempre vou lembrar. Foi um prazer fazer parte do Laboratório de Genética Ecológica e ter aprendido muito com vocês nesses dois anos.

Agradeço ao meu companheiro e ouvinte incansável, Ivan, por todo o apoio durante esse tempo. Obrigada pela paciência, pelo companheirismo e pela ajuda de sempre. Igualmente, ao meu filho Gustavo, pela paciência e compreensão de me dividir com os estudos. Vocês dois foram fundamentais nessa minha jornada.

A minha mãe, ao Alfredo e à família Schmitt, por fazerem parte da minha vida, me acompanhando e apoiando sempre.

Aos meus amigos com quem compartilhei angústias, dúvidas e também bons momentos, obrigada pelo apoio e incentivo. Agradeço ao Ronaldo e ao Leonardo que me ajudaram a colocar as ideias no lugar. Ao Ebráilon, por ser um baita amigo, estando sempre pronto a me ajudar mesmo quando o assunto não era da sua competência, muito obrigada por tirar minhas dúvidas botânicas. Bia e Fabis, obrigada por estarem comigo lado a lado e me encorajarem em todos os momentos.

Meus agradecimentos ao Elmo, grande profissional sempre bem disposto a ajudar a todos. Obrigada também aos professores do PPGBM por compartilharem seus conhecimentos.

Agradeço aos professores participantes da banca examinadora pela disponibilidade e interesse em contribuir com este trabalho.

Enfim, agradeço a todos que de alguma forma se envolveram com esse trabalho.

Sumário

RESUMO	5
ABSTRACT	6
INTRODUÇÃO	7
CAPÍTULO 1 - UMA BREVE HISTÓRIA SOBRE O CONCEITO DE ESPÉCIE.....	10
1.1 O PROBLEMA DA CATEGORIA ESPÉCIE	11
1.2 CONCEITOS DE ESPÉCIE	13
1.2.1 Baseados em similaridade	13
1.2.2 Conceitos Filogenéticos.....	16
1.2.3 Conceitos Evolutivos.....	17
CAPÍTULO 2 - O CONCEITO DE ESPÉCIE DE BALDUÍNO RAMBO EM <i>TOWARDS THE CONCEPT OF SPECIES IN PLANT EVOLUTION</i>.....	23
2.1 APRESENTAÇÃO	24
2.1.1 O conceito de Rambo	25
2.1.2 A relação entre os níveis	32
2.1.3 O conceito de Rambo na prática	33
2.2 O DISCURSO DE RAMBO	37
2.3 CRÍTICAS EMPÍRICAS E METODOLÓGICAS	40
2.3.1 O Neodarwinismo para Rambo.....	40
2.3.2 Formação de novas espécies.....	44
2.3.3 O trabalho como modelo científico.....	47
2.4 O CONCEITO DE RAMBO E A BIOLOGIA EVOLUTIVA	50
2.4.1 O sistema hierárquico	50
2.4.2 Rambo e os conceitos de espécie	54
2.5 APLICABILIDADE, UNIVERSALIDADE E SIGNIFICADO TEÓRICO	56
3 CONSIDERAÇÕES GERAIS	59
4 REFERÊNCIAS	62
5 ANEXO	72

Resumo

Um tema antigo dentro da biologia é a definição de espécie. A literatura sobre os conceitos de espécie é vasta, sendo um longo debate que vem da necessidade de encontrar um sistema de referência comum dentro da biologia sistemática e evolutiva. Até os anos 1950 três conceitos eram os mais difundidos: o Conceito Morfológico, o Conceito Biológico e o Conceito Evolutivo; sendo o segundo o mais popular na época. Dentro desse contexto, em 1959, Balduino Rambo publicou seu artigo *Towards the Concept of Species in Plant Evolution*, propondo um conceito operacional que pudesse ser aplicado às plantas - seu objeto de estudo. Rambo propôs um conceito de espécie original, apresentando uma abordagem hierárquica de níveis e o papel das relações entre os organismos e o ambiente. Mesmo longe de ter alcançado reconhecimento pela originalidade de seu trabalho, Rambo mostrou a importância das adaptações a ambientes particulares, muito antes da ecologia integrar significativamente um conceito de espécie. O objetivo do presente trabalho é examinar os pressupostos científicos e epistemológicos do conceito de espécie vegetal formulado por Pe Balduino Rambo dentro do contexto de sua época, e sua contribuição para a Biologia Evolutiva. Apresenta-se também uma breve discussão dos conceitos de espécie existentes na literatura.

Abstract

No issue in biology is perhaps so old as the species definition. There is a vast literature about species concepts, which emphasize the need to find a common reference system for systematics and evolutionary biology. Until the 1950s, three concepts were the most widespread: the Morphologic Concept, the Biological Concept and the Evolutionary Concept; the second was the most popular at the time. Into this context, in 1959, Balduino Rambo published his article *Towards the Concept of Species in Plant Evolution*, proposing an operational concept that could be applied to plants – his main object of study. Rambo proposed an original species concept, presenting a hierarchical approach of levels and the role of relations between organisms and the environment. Even far from having achieved recognition for the originality of his work Rambo showed the importance of adaptations to particular environments long before ecology significantly integrated a species concept. The objective of this study is to examine the scientific and epistemological assumptions of the concept of plant species within the context of his time, and his contribution to evolutionary biology. It also presents a brief discussion of the species concepts existing in the literature.

Introdução

Balduíno Rambo, filho de descendentes alemães, nasceu em 1905 em Tupandi, então distrito de Montenegro, no Rio Grande do Sul. Já cedo começou sua formação religiosa entrando para a Escola Apostólica de Pareci Novo, seguiu os estudos no Seminário em São Leopoldo, e aos trinta anos ordenou-se sacerdote jesuíta. Ainda no início da adolescência aspirava ao contato com a natureza, tendo prazer em saídas de campo e exibindo o gosto pela Botânica (Rabuske, 1987; Rambo, 2007).

Foi um intelectual a frente de seu tempo atuando em diversas áreas, além de sacerdote foi professor no colégio Anchieta, na Universidade do Rio Grande do Sul (atual UFRGS), e na Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São Leopoldo (atual Unisinos). Escreveu livros didáticos, contos, romances, ensaios e artigos científicos (Rabuske *et al.*, 2007). Sua obra mais emblemática é *A Fisionomia do Rio Grande do Sul* (1942), na qual apresenta a paisagem de todas as regiões do estado, discorrendo sobre as formações geológicas, a topografia e a flora e fauna associadas. Nessa mesma obra, Rambo se consagra como um dos pioneiros na biologia da conservação por tratar do uso dos recursos naturais e da proteção à natureza (Araújo, 1997; 2007).

Sua concepção de mundo alinhava-se a de Teilhard de Chardin (1881-1955), buscando o entendimento do Universo através da sua totalidade, como uma forma de encontrar uma unidade na pluralidade da vida, sendo essa unidade o Criador. Para ele, a ciência era um meio de encontrar Deus na natureza (Rambo, 1994). Dessa forma, se propôs a formular uma síntese entre ciência, filosofia e religião. Seus diários e cartas escritos de 1944 a 1961 foram reunidos e em partes traduzidos por Arthur Rabuske formando três volumes da obra *Em Busca da Grande Síntese* (1994, 1998, 1999). Nesses diários e cartas Rambo coloca seus pensamentos mais íntimos, desde questões existenciais sobre o homem e o universo, como matérias relativas ao seu trabalho científico, e até mesmo críticas aos seus confrades jesuítas.

Devido seu grande interesse pela Botânica, Rambo fundou o Herbarium Anchieta, onde era também o coletor e organizador, reunindo cerca de 80 mil exemplares da flora nativa do Rio Grande do Sul (Rabuske, 1987, Rambo, 2007). Também foi na Botânica que reuniu grande parte dos seus trabalhos científicos. Dois artigos sobre a flora do Estado, escritos na década de 1950, tratam de temas relacionados à evolução, um deles sendo o seu trabalho mais original *Towards the Concept of Species in Plant Evolution*.

Esse seu artigo foi publicado no periódico *Pesquisas*, em 1959, ano do centenário da publicação de *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin. Esse trabalho insere Rambo, mesmo que incidentalmente, dentro do debate intensificado pela Síntese Evolutiva nos anos 1930 e 1940, conhecido como o “problema das espécies”. Na época em que Rambo publicou seu artigo, apenas três outros conceitos eram discutidos: o Conceito Morfológico, o Conceito Biológico e o Evolutivo, os dois últimos propostos por arquitetos da Síntese (respectivamente, Dobzhansky, Mayr e Simpson). Dentre esses, o Conceito Biológico era o mais popular apesar de suas limitações práticas. A Síntese era o novo paradigma, e a comunidade científica estava voltada para trabalhos nessa vertente.

A definição da categoria espécie é uma questão controversa, tanto que hoje podemos contabilizar na literatura mais de 25 conceitos de espécie, os quais propõem determinar o limite da variação entre as discontinuidades. Existe uma diversidade de posicionamentos sendo alguns conceitos mais teóricos, outros operacionais. Alguns autores argumentam pela necessidade de um conceito único e universal, enquanto outros preferem uma visão mais pluralística em que diferentes conceitos possam ser usados na definição da espécie, dependendo do interesse do investigador (Hull, 1999). Das diferentes propriedades que um agrupamento de organismos deva ter para ser considerado como espécie, Balduino Rambo sugere que seja a adaptação ao ambiente a condição necessária e suficiente.

A partir da análise do artigo *Towards the concept of species in plant evolution* de Balduino Rambo (1959), o presente trabalho tem como objetivo examinar os pressupostos epistemológicos e as bases científicas do conceito de espécie vegetal formulado pelo autor, além de sua contribuição para a biologia evolutiva dentro do contexto de sua época.

Capítulo 1 - Uma breve história sobre o conceito de espécie

1.1 O problema da categoria espécie

Desde muito antigamente o ser humano procura classificar o mundo ao seu redor, de objetos inanimados a seres vivos. Podemos mesmo dizer que a “classificação” é inerente a nossa espécie. De lá pra cá foram diversas tentativas de agrupar os organismos (continuidades) numa ordem conforme um ideal abstrato. Quando observamos um grupo de indivíduos dentro de uma área, intuitivamente reconhecemos uma espécie através da morfologia. Essa prática de identificação se baseia na observação dos organismos a partir de suas semelhanças e diferenças, reconhecendo tipos de animais e plantas. A partir dessas observações, os primeiros naturalistas adotaram o que chamamos de conceito tipológico de espécie. As primeiras classificações reconheciam “tipos” de organismos na natureza, os quais eram agrupados de acordo com suas características. Predominava então, uma visão essencialista herdada do pensamento de Platão e Aristóteles, e o conceito era baseado nas características essenciais que os organismos deveriam ter para ser agrupados dentro de uma classe.

O taxonomista essencialista se deparava com algumas dificuldades ao tentar definir um agrupamento como espécie. Segundo o princípio do essencialismo todos e apenas os membros de determinado tipo compartilham uma propriedade essencial comum. Pode se imaginar a dificuldade em encontrar uma propriedade que se encontre em todos e apenas nos membros de um mesmo grupo. Se um indivíduo do grupo não apresentar tal característica já seria considerado como não pertencente à espécie, além disso, membros de espécies diferentes podem apresentar as mesmas características devido a um ancestral comum ou por passarem por evolução convergente (Hull, 1965; Mayr, 1982; Stamos, 2003).

Antes do século XVIII ideias de que os organismos haviam sido criados por uma entidade divina, sendo imutáveis, eram comuns e aceitas mesmo no meio científico. Após a publicação do livro *A Origem das Espécies* (1859) de Charles Darwin, o modo de enxergar a natureza começou a mudar. Darwin trouxe outra

visão para o nosso entendimento da natureza, e introduziu o pensamento populacional e dinâmico, no lugar do tipológico (Mayr, 1982). Para lidar com as limitações do conceito tipológico diversos autores abordaram questões relativas às espécies como Poulton (1903), De Vries (1912), Lotsy (1916, 1931), entre outros. A taxonomia ainda assim permaneceu essencialista por muito tempo. Até os anos 1920 havia grande oposição ao Darwinismo, os principais livros de evolução discutiam os problemas evolutivos em poucas páginas (Mayr, 1980). E mesmo após o reconhecimento do trabalho de Darwin para a teoria da evolução, muitos taxonomistas continuaram aderindo um conceito de espécie estático, apesar de admitirem a existência da evolução (Mayr, 1942). Permanecia assim, a herança do essencialismo na taxonomia.

O conceito de espécie foi mudando ao longo dos anos, de entidades fixas e imutáveis, a unidades variáveis e integradas. Em 1935, Dobzhansky escreveu o artigo *A Critique of the Species Concept in Biology*, defendendo o conceito biológico de espécie e propondo os mecanismos de isolamento reprodutivo como importante fator na delimitação das espécies. Mayr (1940) em *Speciation Phenomena in Birds* reformulou o Conceito Biológico de Espécie argumentando que o trabalho de Dobzhansky fazia uma boa descrição do processo de especiação, mas não era uma definição propriamente dita. Além desses trabalhos, a publicação dos livros *Genetics and the Origin of Species*, de Dobzhansky (1937) e do *Systematics and the Origin of Species*, de Mayr (1942) foram importantes para um melhor entendimento sobre os processos evolutivos em termos genéticos, assim, colaborando para os avanços na biologia evolutiva.

Muitas críticas foram levantadas ao conceito proposto por Dobzhansky e Mayr, e para lidar com as limitações do conceito biológico outros conceitos começaram a surgir, cada um com suas especificidades, e usando diferentes critérios como propriedade definidora da espécie. O intuito desse capítulo não é fazer uma revisão minuciosa de cada conceito, nem da história do problema das espécies, visto que já existe uma vasta literatura sobre esses temas (Ereshefsky, 1992; Claridge *et al.*, 1997; Hey, 2001; Stamos, 2003; Wilkins, 2009, 2011). Abaixo, a fim de representar a diversidade de conceitos existentes, apresentamos

uma breve discussão dos 25 conceitos de espécies, com ênfase nos conceitos existentes até a década de 1960, pois estes nos serão úteis para a discussão do próximo capítulo. Ao contrário de colocá-los em uma ordem cronológica, optamos por uni-los pelos critérios em que se baseiam, conforme a tabela abaixo:

Similaridade	Filogenético	Evolutivo
Morfológico	Hennigiano	Biológico
Taxonômico	Filogenético diagnóstico	Genético
Fenético	Filogenético monofilia	Evolutivo
Reconhecimento	Filogenético monofilia e diagnóstico	Sucessional
Cluster genotípico	Cladístico	Reprodução Competitiva
Agamoespécie	Internodal	Ecológico
Filo-fenético	Concordância Genealógica	Coesão
Politético	Unidade Taxonômica Menos Inclusiva	Unidade Evolutiva Significativa
		Linhagem Geral

Tabela 1. Os 25 conceitos de espécie agrupados pelo principal critério em que se apoiam.

1.2 Conceitos de Espécie

1.2.1 Baseados em similaridade

O primeiro conceito de espécie, referido anteriormente, tratava-se mais de um método de identificação do que um conceito em si, podendo ser visto como a maneira intuitiva de discernir uma espécie. Esse Conceito Morfológico (tipológico), como o próprio nome diz, utilizava as características morfológicas para distinguir as espécies (Mayden, 1997). Os agrupamentos discretos eram reunidos com base nas similaridades ou características compartilhadas e eram separados de

acordo com sua distinção. Esse conceito possui certa arbitrariedade, visto que os taxonomistas podem interpretar de forma diferente as características que variam. Alguns dando maior importância às semelhanças, agrupando os organismos em categorias amplas, enquanto outros criam novas categorias baseando-se na presença de pequenas diferenças entre os grupos. Além da subjetividade dos critérios de reconhecimento, as espécies crípticas podem gerar problemas ao serem reconhecidas como uma mesma espécie (Ereshefsky, 1992), subestimando a diversidade local. Também a presença de formas intermediárias, como os híbridos impõe limitações ao conceito.

O Conceito de Espécie Taxonômico (Blackwelder, 1967) é visto como o modo convencional dos taxonomistas verem a espécie, segundo esse conceito a espécie consiste de todos os indivíduos que o taxonomista considera como parte de um único tipo. Esse conceito é utilizado como uma definição prática para separar os organismos individuais em diferentes táxons.

O Conceito Fenético (Sokal e Crovello, 1970; Sneath, 1976) utiliza semelhanças fenéticas como critério, desse modo, os organismos são agrupados segundo a similaridade geral, e todas as propriedades dos organismos e populações são considerados ao se estimar a similaridade, as quais incluem além da morfologia, a fisiologia e o comportamento. Esse conceito se sobrepõe com outros conceitos, principalmente com o Conceito Morfológico e Genotípico. Segundo sua definição “o nível de espécie é aquele em que agrupamentos fenéticos distintos podem ser observados” (Sneath 1976, p. 437). Também pode ser entendido como uma extensão do modo como os taxonomistas definem as espécies (Ridley, 2004). Uma versão desse conceito foi desenvolvida pela taxonomia numérica, utilizando métodos estatísticos para inferir a similaridade (Sneath and Sokal, 1973).

O Conceito de Reconhecimento (Paterson, 1985, 1993) propõe um sistema específico de reconhecimento de acasalamento, definindo a espécie como “a população mais inclusiva de indivíduos biparentais que compartilham um sistema de fertilização em comum” (p. 25). Esse sistema específico de reconhecimento

engloba tanto aspectos comportamentais, como também sinais químicos. O conceito enfatiza a unificação da espécie através do sistema de reconhecimento e fertilização compartilhado entre os organismos da mesma espécie.

A definição de Agregado Genotípico (Mallet, 1995) assemelha-se ao conceito Fenético (Mayden, 1997). Identifica como espécie grupos de indivíduos que formam agrupamentos morfológicos ou genéticos com poucos, ou nenhum intermediário entre esses grupos quando em contato. Os indivíduos dentro de um grupo devem ser mais semelhantes entre si do que com os membros de outros grupos, assim o conceito requer a existência de descontinuidade morfológica ou genética.

O Conceito de Agamoespécie é limitado a espécies que não se reproduzem sexuadamente, as quais são tipicamente representadas como clones; ou também espécies assexuadas facultativas. Proposto por Cain (1954), para lidar especificamente com organismos uniparentais, a diagnose se dá por morfologia ou através dos cromossomos, podendo ser visto como um tipo de conceito morfológico limitado aos organismos assexuais. Dois autores, Mayden (1997) e Wilkins (2009), consideram como sinônimo de microespécie e semiespécie.

Seguindo essa abordagem, outros dois conceitos foram criados para lidar com grupos específicos de organismos: o Conceito Politético e o Conceito Filo-fenético. O primeiro foi proposto por Beckner (1959), segundo esse conceito os membros são agrupados em classes por compartilharem uma combinação de caracteres geralmente fenotípicos; é um conceito de similaridade baseado em características estatisticamente covariantes que não são necessariamente universais entre os membros dos táxons, sendo esse conceito utilizado na classificação de vírus através de características do genoma (Van Regenmortel, 1992). O conceito Filo-fenético (Rossello-Mora and Amann, 2001) foi criado para lidar com a insatisfação dos microbiologistas com os outros conceitos existentes; ele corresponde parcialmente a outros conceitos utilizados para eucariontes, como o fenético, filogenético e genotípico. Segunda sua definição, a espécie é um

grupo monofilético que apresenta coerência genética, além de um alto grau de similaridade em diversas características independentes, sendo diagnosticável pelas propriedades fenotípicas.

1.2.2 Conceitos Filogenéticos

A partir dos fundamentos da sistemática filogenética, formulados por Willi Hennig (1950), surgiram conceitos filogenéticos de espécie. Esses conceitos baseiam-se na filogenia de grupos de organismos monofiléticos, ou seja, organismos ancestrais e todos seus descendentes. Hennig propôs que todos os indivíduos conectados através de relações ancestrais- descendentes constituem uma comunidade reprodutiva (potencial). Posteriormente, Willmann (1985) reformulou o conceito combinando o conceito biológico com o cladístico, sendo este conhecido como conceito Hennigiano (Mayden, 1997). Além desse, outros conceitos baseados nas relações filogenéticas surgiram, todos eles com o objetivo de identificar a menor entidade biológica diagnosticável e/ou monofilética. Entre eles está o Conceito Filogenético que se baseia na combinação de caracteres diagnósticos, defendido por Eldredge e Cracraft (1980), Nelson e Platnick (1981), e Nixon e Wheeler (1990). Outro conceito Filogenético enfatiza a monofilia e se apoia nas apomorfias, de Rosen (1978) e Mishler e Donogue (1982). Por último, o conceito de McKittrick e Zink (1988) que é uma combinação dos conceitos anteriores, utilizando tanto a monofilia como os caracteres diagnósticos.

Outro conceito alinhado com as ideias de Hennig é o Conceito Cladístico de Ridley (1989), o qual define como espécie “o conjunto de organismos entre dois eventos de especiação, ou entre um evento de especiação e outro de extinção, ou que são descendentes de um evento de especiação” (p. 3). A espécie é, portanto, o conjunto de organismos entre dois nós na árvore filogenética; as espécies descendentes são monofiléticas, enquanto as espécies ancestrais são extintas após eventos de especiação. O conceito não define os atributos que as espécies devem ter, ele incorpora os conceitos biológico e

ecológico para explicar o que é uma linhagem e o que é a especiação, indicando os critérios para o reconhecimento dos membros das linhagens.

Seguindo essa abordagem, Kornet (1993) elaborou o Conceito de Espécie Internodal, o qual identifica a espécie com base nas relações genealógicas: espécies são grupos de organismos mutuamente exclusivos que derivam de uma divisão permanente em redes genealógicas. A espécie compreende membros comuns de uma parte da rede genealógica entre dois eventos de separação de uma linhagem, ou um evento de separação e um de extinção. Depende inteiramente das relações genealógicas sem fazer referência a outros atributos compartilhados. Esse conceito tem como sinônimo o Conceito Composto de Espécie (Kornet and McAllister, 1993), que nada mais é que uma reformulação do primeiro.

O Conceito de Concordância Genealógica (Avice and Ball, 1990) considera a espécie como populações identificadas por múltiplas características genéticas, utilizando a concordância filogenética para indicar a falta de fluxo gênico e, portanto, a independência das linhagens. Esse conceito procura reconciliar o conceito biológico e o conceito filogenético, apoiando-se na teoria da coalescência genética (Avice and Wollenberg 1997; Hey and Wakeley 1997). Esse conceito é utilizado como critério de reconhecimento em fungos, principalmente (Taylor *et al.*, 2000; Cai *et al.*, 2011).

A Unidade Taxonômica Menos Inclusiva (Pleijel and Rouse, 2000), não é necessariamente um conceito de espécie, ela representa a menor unidade reconhecida pelos taxonomistas, identificadas através de apomorfias. Segundo os autores os nomes dos táxons devem se referir a grupos monofiléticos, desse modo rejeitam a categoria espécie, a qual seria substituída pela Unidade Taxonômica Menos Inclusiva como unidade taxonômica operacional na filogenética.

1.2.3 Conceitos Evolutivos

O Conceito Biológico de Espécie propõe mecanismos de isolamento reprodutivo como responsável pela existência das espécies, sendo considerado o fator causal mais importante para a definição das mesmas. Esses mecanismos de isolamento¹ podem ser ecológicos, etológicos, fatores fisiológicos e genéticos. De acordo com Mayr (1942), espécies são grupos de populações naturais reais ou potencialmente intercruzáveis e que estão isolados de outros tais grupos (p. 120)². Em outras palavras, espécie é um grupo de organismos consistindo de uma ou mais populações conectadas por cruzamentos ocasionais, que produzem uma prole fértil. Já membros de espécies diferentes são separados por mecanismos de isolamento, os quais os impedem de cruzar, ou impedem o nascimento de uma prole viável e fértil. Segundo Mayr (1963), a similaridade fenotípica é um atributo secundário, o grau de diferença morfológica exibido por uma população é um subproduto da descontinuidade genética resultante do isolamento reprodutivo.

Por ser um produto do trabalho em zoologia sistemática, principalmente de vertebrados, o conceito biológico não inclui os organismos uniparentais (Grant, 1957) o que faz com que esse conceito não seja muito aceito pela comunidade botânica (Mcdade, 1995). Diferentes autores (Mishler and Donogue, 1982; Cracraft, 1987; Ehrlich and Raven, 1992; Sokal and Crovello, 1992) apontaram críticas ao conceito biológico, alguns argumentos referem-se ao intercruzamento não ser necessário nem suficiente para a existência das espécies. Primeiramente, não é necessário porque existem espécies de organismos assexuados. Em segundo lugar, não é suficiente, pois existem diferentes espécies que preservam sua distinção apesar de cruzarem e produzirem uma prole fértil. Um exemplo conhecido é o caso dos lobos e coiotes, em que o isolamento reprodutivo não é completo (Frankham *et al.*, 2002). Outros casos de hibridização na natureza também são amplamente conhecidos, tornando o conceito biológico frágil ao se apoiar nas barreiras reprodutivas. Devido à natureza gradual do processo de

¹ Dobzhansky incluiu a separação geográfica como um dos fatores de isolamento, posteriormente Mayr rejeitou como um mecanismo válido.

² O conceito passou por diversas formulações e revisões ao longo dos anos (Mayr, 1963, 1982).

especiação, grupos que eventualmente cruzam podem continuar distintos uns dos outros como consequência da forte seleção contra os intermediários, pois quando a seleção equilibra o fluxo gênico as espécies são mantidas. Além do mais, divergências podem ocorrer na ausência do isolamento reprodutivo (Cracraft, 1989), e a distinção também dependerá da força da seleção, mutação e deriva, mantendo as populações separadas (Mallet, 1995). Por mais que o isolamento reprodutivo possa explicar a existência das espécies, ele não pode ser pensado como características que as espécies devam ter para existirem. Portanto, não é o único critério que deve ser usado para o reconhecimento das espécies. De acordo com Cracraft (1987) o conceito biológico é operacional apenas quando a espécie consiste de uma pequena população endêmica. Além disso, só é aplicável a organismos durante um curto espaço de tempo, pois é um conceito não dimensional, quanto mais distantes no tempo e no espaço as populações estiverem, mais difícil se torna a aplicação do conceito.

O Conceito Genético de Espécie (Dobzhansky, 1950; Wu, 2001; Baker and Bradley, 2006) define espécie como um grupo de populações naturais geneticamente compatíveis e isoladas geneticamente de outros grupos. Seu foco não é no isolamento reprodutivo, e sim no isolamento genético, permitindo assim o intercruzamento ocasional entre os grupos, desde que os dois *pools* gênicos não se misturem. Como método para determinar a espécie utiliza-se as similaridades e as distâncias genéticas.

Simpson (1943) criticou a aplicabilidade do conceito biológico argumentando que os neozologistas definiam a espécie através da morfologia e não pela transmissão de hábitos e potencialidades hereditárias, além do mais, o conceito biológico não podia ser aplicado na paleontologia em sequências verticais, portanto esse conceito só teria utilidade se tratasse de espécies não dimensionais. Para lidar com as limitações do Conceito Biológico, Simpson (1951) propôs o Conceito Evolutivo adicionando o fator temporal, já que populações tem extensão no tempo e no espaço. Segundo esse conceito a espécie é uma linhagem de populações ancestrais e descendentes que evoluem separadamente de outras populações, com suas próprias tendências evolutivas. A evidência da

separação das linhagens pode vir de diversas fontes, tais como genética, comportamento, ecologia, bioquímica, dependendo dos organismos estudados (Wiley, 1978). Simpson acreditava que seu conceito poderia lidar também com as espécies assexuadas já que enfatizava o papel evolutivo e não reprodutivo. Algumas críticas ao conceito se devem por ele ser abstrato, sendo difícil aplicar em situações reais, além da dificuldade em decidir quando uma linhagem tem seu próprio destino evolutivo e independência das outras linhagens (Wilkins, 2009).

O Conceito de Espécie Sucessional (George, 1956; Simpson, 1961) assim como o conceito evolutivo é um conceito histórico usado para identificar táxons fósseis. Também pode ser visto como uma visão temporal do Conceito Taxonômico (Wilkins, 2009). A espécie é um segmento de uma linhagem que evolui ao longo do tempo, e sua identificação é baseada em divergências morfológicas.

Conceito de Reprodução Competitiva foi proposto por Ghiselin (1974) e faz uma analogia das espécies na natureza com empresas na economia. Para o autor, além do fluxo gênico e do isolamento reprodutivo haveria algo mais importante influenciando as propriedades dos organismos, como por exemplo, a competição, incluindo a seleção sexual e natural. No seu conceito, a espécie é vista como unidades que competem na natureza por reprodução. Desse modo, sua definição se dá em termos de competição reprodutiva, a qual se refere à competição em relação a recursos genéticos.

Integrando os conceitos evolutivos está o Conceito Ecológico proposto por Van Valen (1976). Esse conceito enfatiza a importância da ecologia, baseando-se na genealogia, e interpretando as espécies como linhagens (Ereshefsky, 2001). “A espécie é uma linhagem (ou um conjunto de linhagens intimamente relacionadas) que ocupa uma zona de adaptação minimamente diferente da de qualquer outra linhagem em sua faixa e que evolui separadamente de todas as linhagens fora do seu alcance” (Van Valen, 1976, p. 233). O reconhecimento das espécies se dá pelas diferenças ecológicas, ou seja, nas diferenças dos recursos ecológicos explorados pelas espécies, os quais estão relacionados com a forma e o comportamento dos

indivíduos. Os organismos estão agrupados de acordo com suas adaptações para explorar os recursos de seus nichos. Mas, Andersson (1990) argumenta que esse deve ser um critério secundário de reconhecimento, visto que as espécies não podem ser definidas, apenas explicadas pelas zonas adaptativas que elas habitam.

O Conceito de Coesão foi proposto por Templeton (1989), e destaca os mecanismos que mantêm as linhagens, o que inclui dois aspectos: a genética e a permutabilidade demográfica. Esses dois especificam os limites do fluxo gênico e os fatores que definem o nicho fundamental dos organismos. Possui componentes do conceito evolutivo, biológico e de reconhecimento, mas avalia as espécies com base na coesão genética e fenotípica, e não pelo isolamento.

Conceito de Unidade Evolutiva Significativa proposto por Ryder (1986), criado no contexto da conservação, utilizado como base para a priorização de esforços de conservação. A ideia é conservar populações que possuem atributos genéticos significantes para as gerações presentes e futuras. O conceito é um tanto arbitrário, podendo ser utilizado para grupos abaixo do nível de espécie. Segundo Casacci *et al.*(2014) esse conceito tende a se sobrepor com conceitos de subespécies. De acordo com Waples (1991) uma população ou populações que possuam considerável isolamento reprodutivo de outras unidades, e que são consideradas importantes para o legado evolutivo da espécie. Para o reconhecimento das unidades evolutivas utiliza-se tanto informação genética quanto ecológica.

O Conceito Geral de Linhagem (de Queiroz, 1998) foi formulado com o intuito de encontrar a propriedade em comum entre todos os outros conceitos. Segundo o autor, a maioria dos conceitos de espécie é variante de um único conceito geral. A propriedade em comum entre eles é o reconhecimento das espécies como linhagens evolutivas, ou seja, a parte da árvore evolutiva contínua, antes de haver uma ramificação. A espécie é vista como segmentos populacionais de linhagens evolutivas. Entretanto, ser uma linhagem evolutiva não é uma propriedade exclusiva das espécies (Pigliucci, 2003), toda espécie é uma linhagem, mas nem toda linhagem forma uma espécie. Posteriormente, de

Queiroz (2005) reformulou o conceito e o chamou de Conceito de Espécie Unificado, de acordo com ele, a única propriedade necessária para que um agrupamento seja considerado uma espécie é ser um segmento de linhagem que evolui separadamente.

Capítulo 2 - O conceito de espécie de Balduino Rambo em *Towards the Concept of Species in Plant Evolution*

2.1 Apresentação

Rambo desenvolveu seu conceito de espécie em plantas com a ideia de que fosse um conceito universal e aplicável. Para ele, um dos problemas dentro da botânica era o de um conceito insuficiente para lidar com o problema da delimitação das espécies. Assim, ele se lança no debate, até então não resolvido, do problema das espécies, deixando claro que seu intuito não é mudar o modo como os taxonomistas descrevem as espécies, mas sim de introduzir um conceito operacional.

May be the method adopted seems heterodox or even heretical; nevertheless, it is borne by a sincere and honest desire to do away with some fundamental obstacles that obscure, and even bar, the way to a workable concept of Species (Rambo, 1959, p. 456).

Essa discussão em torno das espécies data antes mesmo da publicação de *A Origem das Espécies* (O'Hara, 1993; Pigliucci, 2003). Nos séculos XVII e XVIII John Ray e Buffon, respectivamente, já haviam tentado encontrar uma definição de espécie (Wilkins, 2009). Mas, foi a partir dos anos 1930/40 que esse debate tomou maiores proporções, e começaram a surgir novos conceitos. Portanto, Rambo elaborou seu conceito ainda no início do debate que acontecia dentro da comunidade científica, tendo como base apenas as discussões feitas por Dobzhansky (1937), Mayr (1940) e Simpson (1951), enquanto a proliferação de conceitos alternativos só foi despontar pelo final dos anos 1960 (Hennig, 1966; Sokal and Crovello, 1970; Van Valen, 1976, dentre outros).

No seu artigo, Rambo conduz uma narrativa rica em exemplos da flora Rio-grandense, mostrando seu amplo conhecimento na área, e tratando de exemplificar como seu conceito se encaixa nas observações feitas durante muitos anos de estudo. Seu repertório de exemplos da flora nativa do Rio Grande do Sul é vasto. Além dos grupos utilizados para ilustrar seu conceito em detalhes, Rambo apresenta outros gêneros bem representativos da nossa flora, como *Passiflora*, *Tillandsia* e *Mimosa*.

Por ter uma formação religiosa Rambo acaba por cometer certos equívocos técnicos e epistemológicos. Por algumas vezes ao longo de sua redação, Rambo

parece esquecer a formalidade exigida num trabalho científico, esquecendo-se de dissociar suas crenças religiosas daquilo que ele se propõe a escrever: um artigo científico.

Apesar de ser um padre jesuíta, Rambo se considerava um evolucionista. No entanto, uma análise de seu diário e dos seus dois artigos voltados à evolução (1957, 1959), desperta a dúvida do quanto Rambo estava comprometido com a Teoria Evolucionista. Se por um lado em trechos de seu diário ele diz que adere à “Doutrina do Evolucionismo”, e que aceita o Evolucionismo como cientificamente certo (Rambo,1994, p. 168³), em outros momentos ele critica firmemente os evolucionistas e seu modo mecanicista de enxergar o mundo. Assim, nos deparamos com uma contradição em seu discurso, Rambo se considera um evolucionista, mas dispensa informações importantes da teoria, negando processos fundamentais.

2.1.1 O conceito de Rambo

Quando falamos em espécies estamos nos referindo aos agrupamentos discretos que formam as discontinuidades que enxergamos na natureza. Portanto, um conceito de espécie deve definir quais são as propriedades que determinam os organismos como membros destas discontinuidades. Segundo o conceito de Rambo a espécie é formada por quatro níveis hierárquicos: histórico, específico, variante interpopulacional, e variante intrapopulacional. Apesar de distinguir quatro níveis, é o segundo que ocupa um espaço substancial na sua teoria, sendo a aptidão para a vida “the center and the core of the concept of the Species in Plant Evolution” (p. 466)⁴.

³ As cartas de Balduino Rambo foram traduzidas por Arthur Rabuske em três volumes no livro Em Busca da Grande Síntese, aqui apareceram referidas como Rambo, ano da publicação do livro e página.

⁴ Os trechos em que há apenas o número da página se referem ao artigo de Rambo, de 1959, Towards the Concept of Species in Plant Evolution.

O primeiro nível, sendo o histórico, reúne as características do passado histórico do gênero, levando em consideração as partes vegetativas e reprodutivas das plantas. Rambo exemplifica o primeiro nível com o gênero *Eichornia* (plantas aquáticas popularmente conhecidas como “aguapés”). Ressalta que apesar de toda a família Pontederiaceae ter relação com habitats úmidos, essa característica não é levada em conta na classificação de reconhecimento da família e do gênero na taxonomia clássica. O reconhecimento é feito pelas características reprodutivas da flor, semente e fruto.

Utilizando exemplos dos gêneros *Baccharis*, *Oxypetalum* e *Petunia*, Rambo apresenta espécies pertencentes ao mesmo gênero que possuem diferenças no habitat. Ele aponta ainda que as características que unem as espécies dentro do gênero não têm relação direta com a atual aptidão para a vida do organismo. Assim, ele conclui que as características utilizadas na classificação do gênero apenas agrupam as espécies de acordo com o passado histórico. Todas as características da família e das categorias mais elevadas do sistema são pertencentes ao nível histórico.

I prefer to give it the unprejudiced name of *historic level*, meaning the whole of the characters that do not immediately and concretely determine the aptness for life in a given environment (p. 458).

Um pressuposto utilizado por Rambo quanto ao nível histórico é a espécie como linhagem histórica, destacando o componente evolutivo do seu conceito. O emprego do nível histórico, como parte importante de um conceito de espécie, está associado com as características do passado que permaneceram durante as gerações, ou seja, as características dos organismos que de certa forma estão adaptadas ao modo de vida. Visto que essas características foram discriminadas pela força da seleção natural, isto implica evolução.

O nível histórico, diz Rambo, está relacionado ao gênero da taxonomia clássica. Mesmo assim, o gênero e o nível histórico muitas vezes podem estar em discordância, já que a definição de gênero é muitas vezes influenciada pelos caracteres da flor apenas, enquanto o nível histórico é baseado tanto na

identidade das partes reprodutivas quanto vegetativas (p. 458). Rambo ainda afirma que os grandes gêneros não apresentam grandes diferenças, estando sua distinção no nível específico (p. 457).

O segundo nível, o específico, trata das diferenças qualitativas dos organismos, focando nas características que são responsáveis pela aptidão do organismo ao ambiente em que ele vive. De acordo com Rambo, isso implica a presença de órgãos responsáveis pela adaptação dos mesmos ao ambiente (p. 469).

Rambo utiliza o termo “*aptness*”, o qual não é comumente utilizado em livros-texto de evolução, nem mesmo daquela época. Por exemplo, Colin (1956) no seu livro *Elements of Genetics*, no capítulo sobre evolução, utiliza o termo “*adaptation*”. Rambo refere o termo com sentido de aptidão para a vida, significando que as plantas possuem determinadas adaptações para o ambiente em que vivem, podendo apresentar ou não algum órgão específico para o seu modo de vida. Em nenhum momento o termo é usado como sinônimo de *fitness*, ele apenas reflete o que o autor qualifica como uma observação das espécies na natureza. Em um trecho ele diz “I shun the term “adaptation” which is prejudiced by suppositions other than bare factual observation” (p. 464). Ao fazer essa observação, Rambo reconhece o uso indiscriminado do termo, o qual na literatura muitas vezes é usado de maneira equivocada. Segundo Williams (1966), a adaptação é um conceito que deve ser usado somente quando realmente necessário, ou seja, quando a análise da característica em questão indica ser resultado da seleção natural, e não produto de eventos casuais. O que se vê na literatura é o uso desordenado do termo, recorrendo à seleção natural quando princípios físicos, químicos são suficientes para explicar alguma função. Mas, por outro lado, a observação feita por Rambo, a propósito de “bare factual observation”, reflete uma adesão ingênua ao indutivismo mais tradicional.

A aptidão para a vida está relacionada com a sobrevivência do organismo em seu habitat. Apesar de Rambo não usar o termo adaptação, podemos pensar que as características que distinguem as espécies são, na realidade, as

características que conferem às plantas a adaptação ao seu meio. Sendo assim, são as características que ao longo da evolução foram selecionadas e mantidas.

Outro aspecto apresentado por Rambo no segundo nível é a natureza não transicional dos seus caracteres. Ou seja, o nível específico possui características discretas que estão diretamente relacionadas com determinado modo de vida, não podendo passar de um estado a outro. Assim, mesmo em ambientes transicionais, as espécies se comportariam de maneira discreta. Rambo não admite mudanças no modo de vida dos organismos, pois a espécie é determinada justamente por esse nível. Com isso, de certa forma, ele está negando a evolução por pequenas e contínuas modificações, na visão darwiniana. As características do segundo nível não podem ser expressas em termos de mais ou menos, apenas em diferenças qualitativas. No exemplo de Rambo:

A floating plant requires devices qualitatively different from those of a plant rooted in the mud; whilst the former will irremediably be doomed to perish when landed on the drying mud, the latter will undergo the same fate when floating on the open water. (p. 459)

Rambo volta para o exemplo dentro do gênero *Eichornia*. Duas espécies, *E. crassipes* e *E. azurea* apresentam características morfológicas suficientes para distingui-las, a saber: grande grupo de raízes finas e delicadas, caule curto, folhas largas dispostas em roseta, pecíolos bulbosos na base, inflorescência em *E. crassipes*; enquanto *E. azurea* apresenta raízes em menor quantidade, caule longo, pecíolo não inflado. Mesmo com a constatação dessas diferenças morfológicas, segundo Rambo, o que torna inteligível esses conjuntos de características para o reconhecimento de duas espécies é a diferença na aptidão da vida na água. Ou seja, as adaptações no modo de vida de cada planta para seu habitat. Enquanto *E. azurea* é enraizada na lama, *E. crassipes* flutua livremente na água (p. 459).

[...] transitional forms - it must be stressed: within the same historical level or nearly related units - neither exist nor can they be imagined without recourse to chimeric monsters (p. 464).

É curioso que esta frase pareça contraditória com o quarto nível hierárquico que ele reconhece, o da variação intrapopulacional. Parece lícito especular que

ele, ou não leu *A Origem das Espécies*, de Darwin, ou o leu seletivamente, ignorando alguns capítulos (especialmente o segundo, “Variação na natureza”).

Para Rambo, as espécies possuiriam uma elasticidade inata contendo seu ótimo, máximo e mínimo, compostos pela soma total da elasticidade de todos os indivíduos e variantes. Nos ambientes transicionais as espécies além da sua elasticidade inata, apresentariam variantes que poderiam lidar com estes ambientes dentro de seu alcance. Portanto, a espécie não reagiria aos ambientes transicionais por características transicionais, existindo um centro de aptidão em que ela se desenvolve melhor (p. 465). Assim, um pressuposto do autor é que as espécies possuiriam um limite o qual não poderiam ultrapassar, mesmo sem trazer evidências quanto a isso. Ele sustenta que a confirmação se dá através da análise dos ambientes transicionais. No seu exemplo, *E. crassipes* nunca será encontrada enraizada, e *E. azurea* não poderá se desenvolver flutuando na água.

Na época em que Rambo publicou seu artigo de 1959, já se conhecia o conceito de “plasticidade fenotípica” em plantas (Turesson, 1922; Clausen *et. al.*, 1940; Clements *et. al.*, 1950), mas trabalhos sobre a interação entre genótipo e ambiente começaram a receber atenção muito tempo depois, a partir dos anos 60 (Briggs and Walters, 1997). Dessa forma, podemos considerar que Rambo, como tantos outros, não conhecia tal conceito. Inclusive, Rambo alega que justamente nesse fato – espécies não se comportando de maneira transicional em ambientes transicionais - estaria uma das pistas mais importantes para um melhor entendimento da espécie (p. 465). O alcance de vida dos indivíduos nas espécies se daria entre um máximo e mínimo, existindo um limite que a espécie não pode ultrapassar, ou seja, seus indivíduos possuem determinadas capacidades de sobreviver apenas dentro de certos ambientes (p. 465). Se existe um limite pelo qual a espécie não pode ultrapassar, seria esse o limite para que se forme uma nova espécie, mas Rambo não deixa isso claro, apenas em uma passagem ele diz “Evidently, there exists an absolute limit that cannot be passed by a given Species, lest formation of a new Species takes place” (p. 466).

O terceiro nível é o variante interpopulacional, segundo ele, seria possivelmente uma diversificação secundária do segundo nível; de acordo com Rambo, apenas pelo terceiro nível não é possível definir a espécie. Um dos exemplos descritos por Rambo é o gênero *Achyrocline*, com duas espécies no Rio Grande do Sul: *A. alata* e *A. saturoides* (conhecidas popularmente como macela). A primeira habita locais alagadiços cobertos com alguns arbustos, enquanto a segunda habita o campo seco. Portanto, apresentam diferenças na aptidão para a vida, e segundo Rambo, não há discordâncias na identificação de cada uma. *A. saturoides* apresenta grande variação dentro de sua coleção, enquanto *A. alata* parece ser uma espécie constante, não se encontrando variedades dentro da espécie (p. 461). Para Rambo, os estudos de campo seriam de grande ajuda na identificação das espécies:

The principal reason why there prevails a truly Babylonian confusion as to the characters of the third level and their evaluation relatively to the classic taxonomy lies in too little field observation and too much herbarium work. (p.463)

Fatos significantes para a genética foram descobertos através de trabalhos de campo com plantas como os de Mendel, de Vries, Johannsen e Bateson (Stebbins, 1980). O botânico Göte Turesson (1922), em seu trabalho sobre unidades ecológicas, já falava da importância dos estudos comparativos de organismos em seus habitats naturais. Rambo criticava o trabalho exaustivo de herbário, o qual enfatizava a morfologia descritiva, e o pouco trabalho de campo na natureza pelos taxonomistas clássicos. Segundo ele, esse seria um dos motivos da confusão quanto às características do terceiro nível. Dessa forma, Rambo se mostra simpatizante do movimento inaugurado pela Síntese nos anos 1930, chamado "back to nature" (Beurton, 1995). Em consonância com o pensamento de Rambo, é interessante destacar o que G. Ledyard Stebbins escreveu em 1980 no livro *The Evolutionary Synthesis*:

[...] in contrast to animal or at least vertebrate taxonomists had little interest in natural history. Although they went into the field to collect specimens, they paid little attention to plants as living organisms (p. 150)

De acordo com Rambo, os grupos considerados taxonomicamente difíceis tem sua identificação centrada nas pequenas variações que toda a espécie é capaz de apresentar, assim o terceiro nível de caracteres seria alvo de controvérsias e discussão. Existe uma grande dificuldade em analisar as variedades, podendo alguns taxonomistas descrever o mesmo exemplar como uma nova espécie ou variedade. Para Rambo o esforço da decisão é infrutífero e gera confusão. Ao fim de alguns outros exemplos Rambo conclui: não havendo diferenças no primeiro e no segundo nível, não se pode falar em uma "boa" espécie ou uma "boa" variedade, não se podendo definir uma espécie pelas características do terceiro nível, ou seja, pelas variações interpopulacionais (p. 462). Contudo, o que permanece constante nessas formas transicionais é a aptidão para a vida.

I do not question that at least some of the characters of the third level may, in an accidental and secondary way, modify the aptness for life of the variants endowed with them. (p. 463)

Com isso, uma vez mais, ele desconsidera adaptações a ambientes específicos, aos quais tais variantes estariam submetidas. A sua maior contradição parece ser entre criar um conceito de espécie "in plant evolution", como diz o título do seu artigo, e ao mesmo tempo, desejar uma independência dos princípios evolutivos. Segundo o trecho acima, Rambo concorda em parte que essas pequenas variações do terceiro nível poderiam modificar a aptidão dos organismos, mesmo que de maneira acidental, conseqüentemente levando à especiação.

Dentro de espécies com muitas variações, Rambo afirma que a única característica que permanece constante é a aptidão – apesar de a adaptação ser uma variável que evolui. Segundo ele, as pequenas variações apresentadas pelos organismos podem ser chamadas de variedades, e podem ser classificadas de acordo com a vontade do taxonomista, sendo uma decisão totalmente arbitrária. Sendo assim, essas variações não são capazes de dividir os organismos em espécies. Para Rambo, mesmo as espécies com grande variabilidade no terceiro

nível permanecem dentro de seu limite de extensão que não passa do limite da espécie. Portanto, ainda seriam definidas pelo nível específico.

Por último, Rambo apresenta o quarto nível, o das variações intrapopulacionais. Esse nível não é discutido, apenas é mencionado em passagem. E justamente este último que Rambo despreza, é o nível mais importante para a especiação, pois é sobre essas variações que a seleção natural poderá agir. De qualquer forma, esse nível não necessariamente precisaria compor uma definição de espécie já que as variações são individuais. Para Rambo, essas diferenças entre espécimes, os quais são idênticos nos outros três níveis, são irrelevantes para a definição (p. 463). Ainda, Rambo critica a construção hierárquica dos níveis abaixo da espécie, como subespécies, variedades, subvariedades e formas. Apesar de considerar a taxonomia bem construída, esses outros níveis seriam inúteis (p. 463), justamente por ele não considerar essas pequenas variações.

2.1.2 A relação entre os níveis

De acordo com Rambo, a total aptidão para a vida consiste na interação harmoniosa dos três primeiros níveis juntos. A maior ênfase é atribuída ao segundo nível a fim de salientar as características que determinam a aptidão para a existência em determinado ambiente (p. 463). Segundo sua definição, “[...] *the Species may be defined as a unit endowed with a distinct and unique aptness for life*” (p. 471, *italico do autor*). E acrescenta:

[...] for all deductions and generalizations, the term Species must be severely restricted to the second level, that is, to those characters that are decurrent from the specific aptness for life of a given unit (p. 471).

Quanto ao nível histórico, diz Rambo, não há desacordo entre os taxonomistas, existindo um consenso que as características do primeiro nível têm relação com o passado histórico do gênero e das categorias mais elevadas. Enquanto as características do nível específico, em todos os casos onde sua

relação com a concreta aptidão para a vida é claramente marcada, são capazes de definir uma boa espécie natural (p. 460).

De acordo com Rambo, o nível histórico consiste de características herdadas do passado, as quais são encontradas, mais ou menos pronunciadas, em muitas outras espécies e gêneros relacionados, mesmo quando apresentam diferenças no segundo nível. Portanto, essa aptidão geral para um campo mais ou menos amplo de condições externas pertence à herança histórica do primeiro nível, sendo essa uma condição necessária, não a causa, da aptidão específica para a vida no segundo nível (p. 472).

O nível específico é um resultado do nível histórico, existindo uma relação necessária entre estes dois. Quanto o nível das variantes interpopulacionais, nenhuma ligação necessária pode ser descoberta entre ele e o nível específico, significando que a espécie pode existir sem a presença dessas variações. Com isso, de certa maneira, ele nega a possibilidade de que estas variações interpopulacionais sejam respostas seletivas a ambientes diferentes. Sem contabilizar as características intrapopulacionais, as quais contam como fonte de variação dentro das populações, Rambo questiona o surgimento da espécie a partir do efeito cumulativo de pequenas variações. Segundo o autor:

This means nothing else but that a Species can exist without the third level, which in turn, is the same as to say that it cannot take its origin by any kind of summation of facultative variants. (p. 472)

2.1.3 O conceito de Rambo na prática

O taxonomista prático pode encontrar problemas ao tentar definir uma população devido à falta de informação quanto o grau de variabilidade da espécie. Para Rambo esse problema seria resolvido ao se adotar como critério a aptidão ao meio ambiente, se duas plantas analisadas possuem a mesma aptidão e o mesmo nível histórico, as variações seriam variedades da mesma espécie. Como por exemplo, na série Caulopterae de *Baccharis* segundo Rambo *B. trimera*, *B. crispa*, *B. junciformis*, *B. cylindrica* e *B. stenocephala* seriam todas variantes da

mesma espécie, possuindo o mesmo nível histórico e a mesma aptidão para o ambiente de campo (p. 476). Segundo a classificação atual (Heiden e Schneider, 2015) *B. trimera* e *B. crispa* são sinônimos heterotípicos, porém *B. stenocephala* é sinônimo heterotípico de *B. pentaptera*. Essa última, na classificação de Rambo seria variante de *B. microcephala* e *B. sagittalis*, possuindo aptidão para ambientes alagadiços, diferentemente da aptidão de *B. trimera*, assim sendo, não poderiam ser sinônimos.

Das 168 espécies analisadas por Rambo, 113 seriam espécies verdadeiras segundo sua classificação, enquanto o restante seria na verdade variantes do terceiro nível. Segundo Rambo, se a proposição estiver correta, cerca de um quarto a um terço das espécies de fanerógamas descritas devem ser variantes do terceiro nível (p. 488).

Rambo buscava interpretar o organismo junto do seu meio, dando grande importância ao trabalho de campo. Procurava romper, talvez intuitivamente, com a visão dos organismos como apenas veículos replicadores (Greene, 1987), dando ênfase na relação entre o mundo físico e biológico, levando em consideração os aspectos ecológicos-adaptativos dos organismos. Dessa forma, Rambo agrupa algumas espécies como se fossem variedades de uma mesma, atribuindo maior importância às semelhanças do que às diferenças. De acordo com seu conceito, existiriam menos espécies do que consideramos atualmente. Apesar de desenvolver de maneira notável seu conceito e apresentar como ele se encaixa nos seus exemplos, Rambo não apresenta nenhum teste de verificação de seu conceito, isso que ele chama de variedades realmente poderiam fazer parte da mesma espécie?

Conclui-se através do conceito de Rambo que uma espécie é mantida coesa por compartilhar o mesmo nicho (os organismos possuindo as mesmas adaptações para determinado ambiente), assim as mesmas forças seletivas estariam atuando, conferindo coesão à espécie. A partir da sua descrição, o conceito de espécie elaborado por Rambo é um conceito morfológico, pois utiliza as características de morfologia das plantas; também se apresenta como um

conceito ecológico por levar em consideração as características das plantas que conferem sua adaptação ao ambiente. Segundo Rambo, o ambiente tem papel decisivo na vida das plantas (p. 464) sendo a ecologia e a fisiologia dos organismos importantes para a base do seu conceito (p. 474). Sua definição de espécie se dá a partir de quatro níveis hierárquicos, mais particularmente, dentro dos dois primeiros níveis. A construção do seu conceito parte da individualização da espécie a partir das categorias superiores, até chegar à espécie, ou seja, a partir das características compartilhadas com os outros grupos.

Rambo diz que por mera descrição não é possível definir o que é a espécie, dessa forma o autor parece criticar o trabalho dos botânicos da época, os quais estavam preocupados com a descrição das floras regionais. Apesar dessa crítica, sua definição não foge muito da parte descritiva visto que ele utiliza como parte central de seu conceito as adaptações dos organismos, as quais são inferidas através da morfologia. Ele infere ainda que as características do segundo nível sejam adaptativas, mesmo sem testar este aspecto.

Nenhum organismo pode existir num vácuo, qualquer espécie ocupa um nicho específico na natureza, e assim, do mesmo modo como não existe organismo sem ambiente, o contrário também é verdadeiro (Levins and Lewontin, 1985). A aptidão, "*aptness*" na sua própria expressão, a qual Rambo refere-se é de um modo geral, a adaptação, ou seja, o produto da interação genótipo e ambiente. Contudo, deve-se atentar que algumas características podem estar relacionadas a limitações físicas e não serem adaptações - o próprio Rambo descarta o termo adaptação, apesar dos problemas do uso de um termo análogo. A relação com o ambiente se dá de maneira que o mesmo genótipo é capaz de produzir diferentes fenótipos dependendo do ambiente, havendo uma estreita relação entre esses dois, o que reflete a ideia dos organismos moldando e sendo moldados pelas forças do meio ambiente. Claro que uma alta especialização num modo de vida pode vir a restringir as possibilidades de mudar de um ambiente para outro (Huxley, 1954). Mas, ao mesmo tempo, a alteração contínua do meio ambiente fornece estímulos para a mudança, e havendo variações disponíveis, poderão novas características inovadoras ser produzidas. A questão da

adaptação é que ela só pode ser entendida em termos do seu contexto em particular.

Um pressuposto utilizado por Rambo é de que o conceito de espécie deve ser definido *a priori*, e somente depois, os argumentos contra ou a favor da evolução sejam propostos. Assim, ele busca um conceito independente da teoria. Essa questão é extensivamente discutida por diversos autores como Popper (1963), Rosenberg (1985), Cracraft (1987) e Hull (1997). Quanto a essa discussão existem duas vertentes: os sistematistas conservadores aprovam as classificações a-teóricas, já os que se opõem acreditam que não existe uma classificação neutra de teoria, assim as considerações teóricas devem estar presentes desde o início da formulação do conceito (Hull, 1997). Para Popper (1963) nenhum termo na ciência pode ser totalmente livre de teoria, logo o cientista não pode começar sua investigação apenas com observações e nada mais, é necessário algum tipo de referência, mesmo que seja apenas uma visão de mundo. Já Rosenberg (1985) considera importante uma definição de espécie independente de qualquer teoria, dado que uma concepção de espécie teoria-neutra poderia fornecer uma descrição do fenômeno biológico que não demanda a confirmação em favor de uma ou outra teoria. Tal qual Popper, para Cracraft (1987) os critérios teóricos são importantes na escolha de um conceito, sendo inconcebível uma definição de espécie inteiramente neutra de teoria. Apesar das duas visões serem bem discutidas (a independência e a dependência da teoria), parece haver uma maior aceitação de conceitos vinculados à teoria evolutiva, visto que grande parte dos conceitos de espécie está apoiada nela. Afinal, espécie é um produto da evolução. Caso contrário, teremos um paradoxo: para definir um produto evolutivo, devemos empregar termos desvinculados da evolução.

No seu artigo, Rambo utiliza os níveis hierárquicos como critério de reconhecimento da categoria espécie. Ele se concentra na definição da espécie e não trata sobre o processo de formação da mesma, não respondendo a questão de como as espécies são mantidas, e que forças atuam na formação de novas espécies, talvez por esse motivo tenha procurado criar um conceito desvinculado da teoria evolutiva. Mas, deixando a evolução de fora de seu conceito, Rambo

produz uma série de omissões que são importantes para a discussão do problema das espécies como um todo, e serão analisadas na seção a seguir.

2.2 O discurso de Rambo

O título do trabalho nos traz a ideia de um conceito evolutivo, mas uma leitura atenta nos faz questionar que evolução é essa referida pelo autor. Se por um momento ele anuncia um conceito evolutivo já no título (*Towards the concept of Species in plant Evolution*), em diversas passagens do texto ele se opõe à Evolução, ou ao menos, ao emprego da evolução na definição da espécie.

Tell me first what a Species is, and then propose your arguments for or against Evolution, for or against this or that theory how Evolution may have eventuated. (p. 467)

However, this chapter is not meant in a polemic mood; it has nothing to do with Evolution itself. My thesis sounds as follows: If there be an Evolution - I am not an opponent to Evolution as such - let us first come to an agreement as to what evolves into what; and this basic requirement can be reached at under one only condition: *we must keep the concept of the Species free from any evolutionistic contamination.*" (p. 467, itálico do autor).

Acima, Rambo apresenta claramente seu ponto de vista quanto à proposição do seu conceito. Apesar de acreditar ser importante definir a espécie independente da teoria evolutiva, ele diz não ser contrário à evolução. Também ao perguntar "what evolves into what" ele demonstra que seria partidário à evolução. À primeira vista, podemos pensar que existe uma contradição: Rambo quer construir um conceito independente da teoria evolutiva, mas ao mesmo tempo, ele não nega a evolução. Quando Rambo anuncia um trabalho sobre evolução em plantas partimos do pressuposto de um conceito que leva em consideração a teoria evolutiva. Se o conceito não está apoiado em nenhuma teoria, ou seja, é independente, não se pode falar em evolução das plantas. Na seguinte passagem ele diz "What we badly need here is a workable tool for the study of Evolution, and not a concept presupposing the supposition." (p. 458). Ou seja, para falar em evolução precisaríamos primeiro entender o que são as espécies, e a partir desse entendimento seria possível compreender a evolução.

Podemos então questionar: se as espécies são o produto da evolução (como Rambo diz: o que evolui no que?), como criar um conceito que não esteja ligado à teoria evolutiva? E mais, se estamos descrevendo o que são espécies, qual(is) processo(s) nós admitimos como força(s) criadora(s) dessas entidades? Aqui nos parece justo especular que a intenção de Rambo, além de criar um conceito de espécie operacional, era também de entender a diversidade existente de uma forma mais ampla, não apenas nomeando novas espécies, e sim buscando uma compreensão do significado desses agrupamentos. Consequentemente, seu enfoque era muito maior nas semelhanças apresentadas pelos organismos do que nas diferenças. Talvez por esse motivo, Rambo tenha sido ingênuo ao negar não só a evolução, como a importância da genética para o seu conceito.

Ainda nesse contexto, Rambo nos apresenta uma nova contradição, ele diz que o nível histórico “neither implies nor excludes Evolution; it simply states a fact, without any attempt to explain how it managed to come into being” (p. 458). Mas, se o primeiro nível é o das características históricas, elas são provenientes de ancestrais, logo são produtos conservados da evolução. Falar no passado histórico das espécies é trata-las como linhagens que possuem dimensão no espaço e no tempo, e ainda reconhecer que existem processos que mantêm as espécies unidas, como também processos responsáveis pela diversificação das mesmas ao longo do tempo. Além do mais, dizer que o passado histórico não tem a ver com a evolução não está sujeito a estudos empíricos. Também, o seu conceito de *aptness* utilizado no segundo nível foca em um critério evolutivo (*aptness = adaptedness = absolute fitness*). Portanto, sua ideia de um conceito ateuórico não parece ser alcançada, e mesmo sem ser sua intenção, Rambo acaba por utilizar propriedades evolutivas em seu conceito. Mesmo sem ser a intenção do Rambo, a relação do trabalho com a evolução se dá pelos critérios evolutivos utilizados na formulação do conceito.

Rambo parece acreditar em algo intrínseco que manteria a espécie unida, apresentando uma associação com o essencialismo, pensamento herdado da tradição grega e que começou a ser rejeitado a partir do estabelecimento das

ideias transformistas, especialmente a partir de Lamarck. A propósito, a ênfase dada ao nível específico apoia essa suposição, pois ele deixa de considerar o todo do organismo, uma vez que há, para ele, uma condição essencial, que é o segundo nível. No trecho a seguir, ao falar em “potencialidades inatas”, Rambo reforça essa aproximação com o essencialismo:

[...] we reach the safe conclusion that the *Species*, far from being built up from below, is liable to go a more or less wide unfolding of its inborn potentialities (p. 469, itálico do autor).

Uma possível implicação filosófica do artigo em questão é o fato de que Rambo foi um padre jesuíta. Por algumas vezes seu discurso não apresenta a separação entre suas crenças religiosas e a ciência. Se por um lado ele se considera um evolucionista, por outro ele está comprometido com os dogmas da sua religião. Todavia, devemos ter em mente esse contexto no qual Rambo estava inserido, concedendo a ele crédito por sua perspectiva particular.

Now, it is a fact prior to all theoretical or philosophical considerations that all existing species possess their specific aptitude for life, independently of their having been directly created or come into being by evolution. (p. 464)

[...] whether this is performed by direct creation or by evolution, is indifferent for our present purpose. (p. 466)

Nos trechos acima ficamos com a impressão de que Rambo acredita na Criação divina, apesar de não a explicitar. Parece que ele não quer se comprometer em negar aquilo que sua religião prescreve, mas acaba por deixar o leitor com a dúvida de seu comprometimento com a ciência. Essa sua posição é inadmissível em um artigo científico, mesmo na época em que foi publicado já vigorava o naturalismo científico, isto é, causas são supostas como naturais e não sobrenaturais, no sentido metafísico. Em passagens do seu diário ele se refere a Deus como o Criador da natureza e de tudo que há nela:

Em primeiríssimo lugar criaste os seres irracionais, inanimados, que representavam um desdobramento da Tua imitabilidade, mas durante séculos incontáveis permanecestes como único espectador. Depois criaste o Homem, que Te reconhecia nas Tuas criaturas de modo imperfeito, mas suficiente (Rambo, 1994, p. 148).

Naturalmente que esta transcrição se refere a um texto pessoal, dos seus diários, portanto, deve-se dar o direito do autor se expressar como lhe convier. Mas o que estamos tentando destacar é que infelizmente ele mistura uma narrativa científica com outra, pessoal, no texto sobre o conceito de espécie.

2.3 Críticas empíricas e metodológicas

2.3.1 O Neodarwinismo para Rambo

Ao longo do trabalho notamos uma crítica acentuada aos evolucionistas, desde comentários em que Rambo desvaloriza o conceito biológico de espécie proposto por Dobzhansky-Mayr, quanto ao descrédito da abordagem genética ao problema das espécies:

In my opinion, the genetical approach to the problem of the Species has proved unproductive, in its final consequences, it leads to the destruction of the concept. There must be some primary error in the mechanistic chain of thought; (p. 456).

O que seria este “primary error in the mechanistic chain of thought” a que ele se refere no final? Uma crítica ao naturalismo científico? Novamente, se juntarmos esta pergunta a alguns de seus escritos particulares, suas “cartas” ou “diários”, somos levados a pensar que sim.

Em 1957 Rambo havia escrito o artigo *Die Auslese im Naturversuch* criticando o neodarwinismo⁵, justamente argumentando que a teoria proposta não teria suporte empírico, visto que de acordo com o seu teste de formação de novas espécies vegetais, não era possível confirmá-la. Nesse trabalho, Rambo propôs um teste da teoria darwiniana, no qual ele buscava evidências de especiação a partir da vegetação da Selva Pluvial Subtropical do Rio Grande do Sul. Não encontrando evidências para confirmar a teoria neodarwiniana, Rambo nega o papel da seleção natural na formação de novas espécies, sem cogitar se o seu

⁵ Rambo usava neodarwinismo como sinônimo de Síntese Evolutiva, portanto manteremos o termo neodarwinismo com esse sentido ao longo do trabalho.

método de trabalho seria robusto o suficiente para esta conclusão. Disso, podemos apreender que para Rambo, o resultado de seu trabalho era válido, ou mesmo, que era suficiente para dispensar a seleção natural como um mecanismo importante para o processo de especiação.

Uma vez que a adaptação além de ser um processo pelo qual um organismo se torna capaz de resolver problemas em relação ao seu ambiente, é também um produto da seleção natural, podemos inferir que a recusa de Rambo em utilizar o termo é uma forma de negar a seleção. Mesmo assim, ele utiliza o termo “*aptness*” como um análogo à adaptação, no nível específico. Claramente, a expressão teria os mesmos problemas que ele queria evitar.

Em passagens do seu diário pessoal Rambo critica os neodarwinistas e seu sistema mecanicista. Para ele, as explicações fornecidas por esses evolucionistas estariam equivocadas, não se podendo compreender o mundo por eventos aleatórios, chegando até mesmo a falar de “fraude evolucionista”. Em anotações de seu diário ele diz:

Agora parece chegado o tempo, em que por fim eu leve a bom termo a obra principal de minha vida, ou seja, o ataque frontal ao Neo-Darwinista materialista (1999, p. 155).

Ele queria provar por meios científicos que a síntese moderna estava equivocada, e com isso, segundo sua auto avaliação generosa, também sua intenção era de “conseguir um nome imortal no reino científico” (Rambo, 1999, p. 145). Por essas passagens podemos considerar que Rambo possuía uma insatisfação com os pressupostos da Síntese Moderna. Apesar de sua convivência com geneticistas, Rambo apresentava restrições quanto ao estudo da genética, talvez alguma dificuldade ou algum preconceito religioso que o fazia rejeitar qualquer contribuição que a genética poderia oferecer ao seu conceito.

Rambo critica o gradualismo Darwinista, em que a evolução ocorreria em vários pequenos passos, formando novos órgãos por numerosas e sucessivas modificações. Ele diz “They (neo-darwinists) fondle the explicit or implicit supposition that life is but a higher level of material processes (p. 456)”. Para ele,

a espécie não é formada por essas pequenas modificações, ela se origina a partir das características comuns aos níveis superiores, e por fim às adaptações que cada espécie apresenta. Portanto, essas variações não seriam capazes de produzir uma nova espécie.

[...] Lamarckism, Darwinism, and all other theories based on the principle of summation, shuffling, recombination, selection, are incapable of establishing a workable concept of the Species. First, they presuppose the supposition, that is, evolution of a purely mechanistic brand and, then, waste their time in desperate attempts to accommodate their concept of the Species to what they want (p. 466-467)

Uma vez mais Rambo usa uma linguagem coloquial e inadequada nesta citação: criticar a teoria evolutiva como sendo “de teor puramente mecanicista” é ignorar totalmente a linguagem de um texto científico, além de perder a noção de “naturalismo epistemológico”. É verdade, no entanto, que autores contemporâneos de Rambo, como Cyril Waddington e Ernst Mayr já criticavam a Síntese Evolutiva por seus modelos matemáticos simplificados, pela desconsideração aos efeitos ambientais e pelo uso dos genes como uma “urna cheia de bolas coloridas”, ao que Mayr denominou “*beanbag genetics*” (Folguera e Araújo, 2012).

Segundo ele, a soma das variantes do terceiro nível não seria capaz de formar novos órgãos úteis para o organismo, pois na sua maioria não seriam variações benéficas e viáveis (p. 469). A pouca relevância que ele deu as variações interpopulacionais acaba por desprezar todo tipo de variação, como as do desenvolvimento e ambientais. Negando a importância das variações, ele acaba por negar o principal material que leva à diversificação. Continuando nesse raciocínio, quanto às variações intrapopulacionais Rambo também se equivoca profundamente, ao deixar de tratar sobre o importante papel que elas desempenham na adaptação (segundo nível que ele considera e também o mais importante, para ele) e, em última análise, na especiação. Para a teoria evolutiva essas variações abastecem a evolução, pois é sobre elas que a seleção natural será capaz de agir. Mais ainda, as próprias “inborn potentialities” citadas anteriormente, são capacidades para evoluir, vinda de ancestrais ou surgidas recentemente, via variações individuais.

Para Darwin (1859), a acumulação contínua de diferenças benéficas daria origem ao surgimento de todas as modificações importantes de estrutura em relação aos hábitos de cada espécie, além de ser capaz de levar ao surgimento de formas intermediárias. Portanto, na teoria darwiniana a soma de características quantitativas poderia tornar-se um avanço qualitativo. De acordo com Huxley (1954), apenas para citar um autor contemporâneo de Rambo, dado tempo suficiente, a seleção natural seria capaz de produzir adaptações e órgãos funcionais complexos. Nas citações a seguir temos as visões discordantes de Darwin e Rambo:

If it could be demonstrated that any complex organ existed, which could not possibly have been formed by numerous, successive, slight modifications, my theory would absolutely break down (Darwin, 1859, p. 189)

First and foremost, no really functioning new organ, or the transformation of an old one to a new specific function, has ever been observed in the hundreds of thousands of experiments that have been conducted in this sense. (Rambo, 1959, p.468)

Certamente há aqui, um exagero: “centenas de milhares de experimentos”? Onde ele obteve este número, em que revisão da literatura? Ou trata-se apenas de retórica, usada para desprestigiar uma grande quantidade de estudos inaugurados por Theodosius Dobzhansky em 1937, na sua longa série de artigos sobre “genética de populações naturais”? Além disso, na crítica de Rambo parece haver confusão quanto às variações úteis para a formação de novas estruturas, ele critica o darwinismo por colocar ênfase nas variações interpopulacionais, mas segundo Darwin (1859) a soma das variações intrapopulacionais que seriam o material para a seleção natural atuar. De acordo com a visão de Rambo:

What the genetically minded neo-Darwinism has demonstrated is the structure of the third level; any extrapolation as to the concept of the Species is essentially invalid. (p. 473)

De certa maneira o conceito de Rambo se enquadra no pensamento dos naturalistas dos séculos XVII e XVIII, os quais classificavam os organismos através das estruturas que fossem mais importantes para a sobrevivência e perpetuação dos mesmos (Mayr, 1982). Desta forma, Rambo reduz os

organismos às suas partes, que na concepção dele são as mais importantes, conferindo à aptidão para a vida o peso maior dentro do seu conceito de espécie. Segundo ele, o conceito de espécie proposto pelos neodarwinistas não seria suficiente para o entendimento das espécies, e apenas se basearia nas variações que toda a espécie é capaz de apresentar:

In the light of these facts, the current species concept of the evolutionists stems, in its last and more or less subconscious roots, from three ultimate mistakes: first, that the characters of a species are taken globally; secondly, that the three levels are equivalent; thirdly, that Evolution proceeds from below through small steps to ever higher degrees of distinction and "perfection". (p. 472)

2.3.2 Formação de novas espécies

Rambo não chega a se aventurar na questão da formação de novas espécies. Quando ele menciona que as espécies não respondem aos ambientes transicionais por formas transicionais, ele deixa de cogitar a possibilidade de adaptação a um novo ambiente. Para ele as espécies atingem os limites de seu nicho. Ao concluir que as espécies possuem sua área de ocorrência, com seus indivíduos reagindo aos ambientes transicionais ou pelas suas variantes aptas a lidar com esse ambiente, ou sendo menos adaptadas, Rambo ignora que justamente esses ambientes poderiam levar a eventos de especiação. Para exemplificar, vamos supor que uma população adaptada a um ambiente com bastante suprimento de água apresenta indivíduos com variantes que são capazes de lidar com um suprimento menor de água, logo, se um ambiente vizinho com menor suprimento estiver vago, algumas variantes podem se especializar, sendo capazes de ali se estabelecerem. Desta forma, surge uma oportunidade ecológica para que as variantes possam explorar um novo recurso. Com o passar do tempo e o acúmulo de diferenças entre a população inicial e as variantes, poderiam se formar duas populações distintas. Assim, essa adaptação a um nicho disponível funcionaria como um gatilho para a especiação.

Ao longo do trabalho Rambo não explicita outros conceitos concorrentes com o seu, de um modo geral critica aquilo que ele chama de “teoria

neodarwinista”. No momento que um autor propõe um novo conceito ele deve explicar de que maneira seu conceito ajuda a eliminar os problemas que os conceitos anteriores não foram capazes de solucionar, e ainda, de que maneira seu conceito se diferencia dos outros vigentes. Em nenhum momento trata de isolamento reprodutivo, fator chave para ocorrer a especiação no conceito biológico, sendo esse o conceito mais popular naquela época. O isolamento reprodutivo é um mecanismo que permite e secundariamente aumenta a divergência entre populações. Rambo também não trata sobre a reprodução em plantas. Uma vez que as plantas apresentam grande variação no seu sistema reprodutivo, nível de ploidia, modo de dispersão, e história de vida, esses fatores são interessantes para a abordagem de um conceito de espécie vegetal.

Da mesma forma, as características reprodutivas dos grupos analisados não tem muito peso no esquema proposto pelo Rambo, apesar dele enfatizar que fazem parte do nível histórico. As estruturas reprodutivas das plantas são tradicionalmente utilizadas nos sistemas de classificação, visto que sofrem menos alterações, fornecendo boas características diagnósticas (Cronquist, 1968; Sivarajan, 1991). Além disso, apresentam diferenças específicas entre espécies (Mayr, 1982). Também, Rambo não utiliza a morfologia interna nem caracteres microscópicos, os quais poderiam ser úteis para fortalecer seu conceito. Por exemplo, de acordo com Grant (1957) nas plantas que apresentam flores há uma variação no tamanho dos grãos de pólen e das células guarda proporcional com o nível de ploidia em alguns complexos poliplóides.

Mas, segundo Rambo:

To speak of new species arisen from natural polyploidy, or artificial species obtained by crossing, is nothing else but a nominalistic play with non-exactly defined concepts. (p 468)

O trecho acima contém o que podemos apontar como um preconceito de Rambo com a citogenética. Ao tratar a poliploidia como nominalista ele descarta os dados empíricos e as consequências desse processo, os quais já eram documentados na época (Stebbins, 1940, 1947). Com seu conceito baseado na morfologia e ecologia das plantas, Rambo dá ênfase nas características

responsáveis pela adaptação dos organismos aos ambientes em que habitam, assim, a ecologia e a fisiologia dos organismos se tornam importantes para a base do seu conceito, muito mais que os cromossomos e cruzamentos (p. 474), como se pode ver na transcrição a seguir:

It may be stressed in passing that plant ecology and plant physiology will prove paramount in a more thorough foundation of the present theory of the Species, much more important than genetics, crossings and chromosome counting. (p. 470)

Rambo despreza os cromossomos apesar de em 1950 diversos pesquisadores terem demonstrado o papel das mudanças cromossômicas na evolução de plantas (Stebbins, 1950; Darlington and Wylie, 1955; Darlington, 1956). De acordo com Sharma (1956), as alterações cromossômicas que não inviabilizavam os gametas poderiam ser responsáveis pela origem de novas formas, contribuindo para a especiação nas plantas sexuadas. De fato a contagem de cromossomos não irá definir uma espécie, mas pode sugerir como se daria o processo. O estudo da morfologia dos cromossomos forneceu aos taxonomistas caracteres bem específicos, além disso, as análises citogenéticas foram úteis para explicar a complexidade da poliploidia e a hibridização, contribuindo para uma expansão dos dados citológicos (Smith, 1934; Anderson, 1936; Babcock and Stebbins, 1938; Stebbins, 1940). Da mesma forma, a genética e os cruzamentos, podem não ser definitivos, mas auxiliam no conceito ou na explicação dos seus limites.

Os processos de poliploidia, hibridização e reprodução assexuada colocam problemas evolutivos significativos para o entendimento das espécies vegetais. A poliploidia e a hibridização são questões debatidas amplamente dentro da biologia evolutiva de plantas, já que ocorrem muito mais do que dentro dos grupos de animais, além de desempenharem um papel relevante nos eventos de especiação. Rambo não considerando esses processos como importantes suprime uma parte relevante da biologia das plantas. Inclusive, autores daquela época (Epling, 1947; Anderson, 1949; Stebbins 1950; Grant, 1953; Anderson and Stebbins, 1954) já relatavam a importância da hibridização devida sua influência no curso da evolução.

De acordo com o proposto por Rambo, as espécies são adaptadas ao seu habitat, persistindo tanto quanto os fatores bióticos e abióticos permanecerem os mesmos. Portanto, quando o ambiente muda, esperaríamos mudanças nas espécies para lidar com o novo ambiente. Mas Rambo não estabelece essa ideia de mudança. Permanece a pergunta: como as espécies surgiram e como elas são mantidas? Para Darwin, as espécies são entidades em constante mudança, produtos da seleção natural. Rambo ao negar a seleção, e ainda não tratar das mudanças, não dá conta da explicação da origem e manutenção das espécies, assim, dificilmente ele alcançaria o seu objetivo de suplantar o conceito dos neodarwinistas.

Por fim, Rambo conclui:

How the Species came into being on their second level, and how the historical heritage on the first level may be explained, I honestly do not know (p. 489)

2.3.3 O trabalho como modelo científico

Rambo escolheu cinco gêneros da flora Rio-grandense, e a crítica que ele faz aos neodarwinistas poderia ser aplicada ao seu trabalho, pois parece haver uma tendência a encontrar confirmações que se encaixem no seu esquema. Por que escolheu especificamente esses cinco gêneros? Se pretendia ter um trabalho reconhecido internacionalmente, poderia ter escolhido gêneros com ampla distribuição geográfica, por exemplo, ou gêneros de diferentes famílias, para dar um caráter abrangente ao seu conceito. Além disso, sua autossuficiência o impediu de citar outros conceitos de espécie, vigentes nos anos 50 do século XX. Da mesma forma, tal como foi dito anteriormente, esta autossuficiência o impediu de citar referências bibliográficas, incluindo obras sobre evolução na ótica da Síntese Evolutiva, que ele tanto critica. Suas publicações foram em periódicos de circulação preferencialmente nacional, onde o trabalho de edição e revisão cega talvez não fosse dos mais rigorosos. Mesmo em 1959, se este artigo fosse

publicado, digamos no periódico *Evolution* (lançada em 1947), ele teria que discutir estes pontos.

No seu último item denominado "*The Species in Taxonomy*" ele relata como o seu conceito funcionaria na taxonomia prática. Começando com *Baccharis*, Rambo coloca mais ênfase nos caracteres vegetativos do gênero devido à uniformidade da estrutura floral. Para esse gênero ele usa a subdivisão proposta por Baker (1882), e estrutura o conceito dividindo as espécies dentro de cada habitat. Isso segue para a seção Caulopterae e Cuneatae, mas em Angustifoliae, Discolores, Oblongifoliae ele prefere dividir as espécies pela sua similaridade natural, o que é controverso, e dificulta o entendimento de como ele separa as espécies.

Em seguida, no gênero *Leandra*, ele muda a maneira de descrever as espécies, já não apresentando as características do primeiro e segundo nível, apenas relatando quais espécies são definidas no primeiro nível. Quanto às espécies que são idênticas nos dois primeiros níveis, em sua opinião, seriam a mesma espécie, mas não apresenta quais características cada uma delas apresenta. Em *Eryngium* Rambo já apresenta uma nova configuração de subdivisão. Apesar de utilizar os diferentes habitats na subdivisão das espécies, ele não faz a apresentação como em *Baccharis*. Da mesma forma, em *Petunia* a subdivisão é por habitat, mas carece de maiores detalhes como em *Baccharis*.

Por último Rambo examina o gênero *Oxypetalum*, o qual possui uma estreita relação com os insetos polinizadores. Apesar dessa peculiaridade Rambo resolve resumir as características como um todo, visto que segundo ele, as diferenças florais estão em paralelo com as diferenças nos órgãos vegetativos no primeiro nível (p. 487). Assim, Rambo divide o gênero em arbustos eretos dos campos e lianas trepadeiras das florestas. Deixando de lado a relação com os polinizadores ele despreza a importância da coevolução nas plantas, em que grupos de organismos apresentam uma relação ecológica uns com os outros, afetando sua evolução. Apesar de o termo coevolução ter sido apresentado

apenas em 1964 por Ehrlich and Raven, as interações evolutivas entre insetos e plantas já eram documentadas naquela época (Lovell, 1918; Leppik, 1955, 1957).

Ao final do capítulo podemos perceber que o gênero *Baccharis* foi incluído em mais detalhes do que os outros quatro. Possivelmente isso se deu pela quantidade de exemplares que Rambo tinha disponível em seu herbário, conseguindo assim, dar mais exemplos centrados nesse gênero. Notamos ainda a discrepância na análise entre os gêneros, os quais não são apresentados dentro de um padrão, alguns são subdivididos pelo habitat, outros pela semelhança. Rambo deveria apresentar todos os cinco gêneros da mesma maneira, além de fortalecer o seu conceito isso facilitaria o entendimento do leitor esclarecendo a sua teoria.

Rambo escreveu dezenas de artigos, sendo inclusive reconhecido pelos seus trabalhos botânicos internacionalmente, com publicações em periódicos de Portugal, Argentina e Uruguai (Rambo, 2007). Apesar de seu gosto pela leitura e escrita é notória a falta de cuidado na redação do texto, ora misturando uma linguagem mais coloquial com linguagem mais rigorosa. Além do mais, seu artigo não parece ter sido revisado, pois contém erros gramaticais da língua inglesa, além de outros equívocos para um trabalho científico, como o uso da primeira pessoa e a falta de referências bibliográficas ao longo do texto. Apenas ao final do artigo Rambo cita parte da literatura, a qual consiste de monografias botânicas, o restante é omitido. Esse último é um ponto crítico, por que Rambo não apresenta os trabalhos que sustentam seu conceito, ou outros aos quais ele se opõe?

Quanto à repercussão do trabalho de Rambo, apesar do artigo ter sido redigido em inglês, a revista no qual ele foi publicado é de circulação nacional, assim o artigo teve pouco ou nenhum reconhecimento. Além disso, as críticas apresentadas anteriormente (seção 2.3) reforçam alguns motivos pelos quais se supõem que o artigo não teve popularidade, incluindo aqui o fato de seu trabalho entrar em conflito com os conceitos da época, os quais foram propostos por grandes nomes da Síntese Evolutiva: Dobzhansky, Mayr e Simpson. Sendo a

Síntese o novo paradigma da época, o trabalho de Rambo não indo de encontro a essas ideias acabou provavelmente sendo ignorado.

2.4 O conceito de Rambo e a Biologia Evolutiva

2.4.1 O sistema hierárquico

Rambo elabora um conceito de espécie diferente da metodologia da época, além disso, não define as espécies pelos processos que as afetam, como seleção e fluxo gênico. Logo, formula um discurso pertinente a sua posição que se opunha à abordagem mecanicista, os quais focam nos processos levando à especiação. Mallet (1995) argumenta que a definição do conceito não precisa conter os processos que afetam as espécies, inclusive muitos dados empíricos dentro do corpo da definição podem se tornar contra produtivo. Em busca de estabelecer um conceito ateuórico, Rambo não mistura os processos com o resultado, o que faz de seu conceito um bom exemplo de definição de um conceito que consegue separar-se da delimitação dos critérios (de Queiroz, 1998). Como procura não utilizar a evolução em seu conceito, a espécie para Rambo não parece ser participante do processo, mas sim um produto final.

Em 1922, Göte Turesson havia proposto uma hierarquia para lidar com o “problema das espécies”, apontando a significância dos fatores ecológicos nos processos de diferenciação dos organismos. Em seus dois trabalhos publicados nesse mesmo ano ele propôs o uso dos termos ecoespécie, ecótipo e cenoespécie, focando no ponto de vista ecológico para o entendimento das “espécies Lineanas”. Podemos traçar um paralelo dos trabalhos de Turesson (1922a,b) com o de Rambo, já que ambos focavam na ecologia das plantas, porém o primeiro trabalhava com genecologia (mais tarde, na escola inglesa, conhecida como genética ecológica), evidenciando os fatores genéticos dentro de seu conceito. A concepção de hierarquia de Rambo, portanto, não foi a primeira, mas foi elaborada diferentemente da de Turesson, com sua própria originalidade e focando em diferentes aspectos.

A abordagem do conceito de espécie proposta por Rambo se diferencia bastante dos outros conceitos vigentes na época, a saber, o Morfológico (tipológico), Biológico e o Evolutivo. Rambo constrói um conceito composto por quatro níveis; tratando-se de uma hierarquia, esses níveis possuem uma relação de ordem de abrangência. Para Folguera (2011), as ciências naturais podem se beneficiar ao aplicar abordagens hierárquicas que são úteis na investigação dos fenômenos naturais como a diversidade biológica. Essa perspectiva hierárquica reflete uma maneira alternativa de observar a natureza, buscando um padrão de organização da mesma.

Segundo Gould (2002), as hierarquias tiveram princípio no pensamento evolutivo germânico a partir dos livros *Generelle Morphologie* (1866), de Ernst Haeckel, e *Der Kampf der Theile im Organismus* (1881), de Wilhelm Roux, os quais focavam a atenção na estrutura hierárquica de níveis, fornecendo a base para a teoria da hierarquia evolutiva de Weismann (1896,1902). Weismann considerou a hierarquia como peça central de qualquer teoria evolutiva baseada em princípios selecionistas (Gould, 2002). Woodger (1929) em seu trabalho sobre hierarquias de organização apontou a organização dos seres vivos como uma propriedade importante desses sistemas. Contemporâneos a Rambo, dentro da ecologia a abordagem hierárquica também foi muito utilizada, como por exemplo, por Egler (1942), Novikoff (1945), Mayr (1955) e Odum (1959), retratando a organização de entidades ou sistemas. Também Hennig (1966)⁶ trouxe a abordagem hierárquica para a construção de sua teoria, a sistemática filogenética, colocando o uso do termo hierarquia dentro do contexto da evolução, e defendendo a visão de que a hierarquia de classificação seria a prova da mesma. Diante disso, a formulação de níveis integrativos se mostra positivo para a pesquisa científica.

De acordo com o proposto por Rambo, podemos considerar sua hierarquia como uma hierarquia de composição (Salthe, 1985; Folguera, 2011), na qual existe uma relação de parte-todo. As espécies são diagnosticadas primeiramente por

⁶ Livro original *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* publicado em 1950.

características que evidenciam o seu passado histórico, ou ancestralidade. Essa ideia trazida por Rambo é interessante, e apesar dos problemas metodológicos e epistemológicos aqui discutidos, traz uma abordagem evolucionista da espécie como linhagem histórica - já utilizada por Simpson no seu conceito Evolutivo de Espécie, e posteriormente também utilizada no conceito Filogenético e suas variantes (Nelson and Platnick, 1981; Cracraft, 1983; Nixon and Wheeler, 1990). Segundo Rambo, o nível histórico é composto pelas características compartilhadas entre os membros das categorias mais elevadas (gênero, família, ordem), inclusive a aptidão geral dos organismos é incluída nesse nível. Essas características correspondem a condições necessárias para o surgimento do segundo nível, é a partir do desdobramento da aptidão geral que emerge a aptidão específica. Já o terceiro nível, o das variações interpopulacionais, pode ser considerado uma diversificação secundária do nível anterior, apesar de não possuir uma relação necessária com o mesmo, visto que, a espécie para Rambo pode existir mesmo na ausência dessas variações. Por último, as variações individuais que todas as espécies são capazes de apresentar, mas que não tem significância no conceito em si.

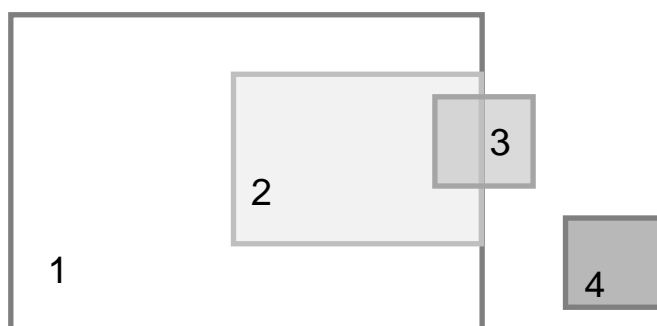


Figura 1. Esquema dos níveis que compoem a espécie de acordo com Rambo (1959). Nível histórico (1), específico (2), variantes inter-populacional (3), e variantes intrapopulacionais (4). Apenas o nível 1 e 2 seriam necessários para a definição de espécie, o nível 3 é uma diversificação do segundo nível, mas não tem uma relação necessária, enquanto o nível 4 não é utilizado para a definição da espécie.

Apesar da tentativa de ilustrar os níveis que compõem a espécie pela abordagem apresentada por Rambo (Figura 1), ela não se comporta como uma hierarquia estrutural ideal, com conjuntos de coisas agrupadas dentro de outros conjuntos formando os níveis, nem mesmo é simétrica. De acordo com Bunge (1979), um nível precede o outro se os elementos que compõem este último são compostos pelos elementos do nível anterior. Também, de acordo com Salthe (1985), cada nível deverá constituir o ambiente imediato do objeto no nível abaixo (Figura 2), enquanto formando uma parte estrutural-funcional do objeto no nível acima. Portanto, o entendimento da organização de qualquer nível requer atenção dos níveis acima e abaixo (Feibleman, 1954), devendo haver uma relação lógica entre eles (Rowe, 1961).

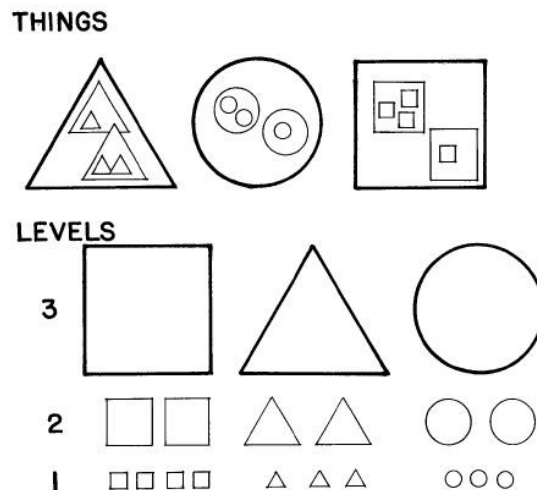


Figura 2. A posição dos níveis é atribuída de acordo com a escala das coisas que são seus membros (Salthe, 1985).

Os níveis na hierarquia de Rambo são representações abstratas, apesar dos elementos que compõem cada nível serem reais. Portanto, os níveis são meros meios de representar uma estrutura definida pelo autor, mas que não são ontologicamente reais. A hierarquia normalmente é sustentada por um nível fundamental do qual emergem todos os outros (Folguera, 2011). Apesar do nível fundamental para Rambo ser o nível específico, o nível da qual emergem os

outros é o nível histórico, ou seja, a partir das características que também são compartilhadas com as categorias mais elevadas. A maneira que Rambo enxerga a espécie não satisfaz a hierarquia conforme a Teoria Hierárquica de Pattee (1973), sendo possível propor uma nova configuração da hierarquia à luz dessa teoria.

Outro aspecto dessa hierarquia é que ela é fundamentalista (Wilson, 2003), já que o segundo nível apresenta prioridade sobre os outros três. Assim, os outros níveis parecem não dispor de certa autonomia, e apesar de contabilizar quatro níveis, os dois primeiros sustentam seu conceito, sendo o terceiro e quarto níveis secundários dentro dessa sua abordagem (Figura 1). Desta forma, sua hierarquia é também reducionista, pois coloca o essencial do conceito nas adaptações.

2.4.2 Rambo e os conceitos de espécie

Apesar de o isolamento reprodutivo ser visto como uma das primeiras consequências do processo evolutivo para o Conceito Biológico de espécie (Dohbzansky, 1935, 1937; Mayr, 1940), no conceito proposto por Rambo ele não é informativo. Por não distinguir as causas que mantém a espécie unida, Rambo não se ocupa em discorrer a respeito do isolamento reprodutivo. Para Rambo, o conceito dos neodarwinistas possuía baixa aplicabilidade - o que realmente é uma das críticas ao conceito biológico. Em passagens do artigo Rambo argumenta que "the current theories cannot come to a concept of the Species of universal value" (467), e também se referindo ao conceito biológico afirma que pelo acúmulo de suposições errôneas "no usable concept of Species can arise" (472). Por exemplo, muitas espécies de plantas (até mesmo pertencentes a gêneros diferentes) são capazes de hibridizarem na natureza, logo não são isoladas reprodutivamente (Carson, 1985). Além disso, uma espécie híbrida pode também ser formada quando as barreiras são incompletas. De outro modo, o isolamento incompleto pode resultar em introgressão entre grupos que são espécies bem definidas, como os tentilhões de Darwin nas Ilhas Galápagos, os quais hibridizam regularmente, sem que haja a fusão das espécies em uma só. Assim, embora a

completa esterilidade entre dois grupos seja prova de que a especiação ocorreu, o contrário não é verdadeiro.

O conceito biológico é de difícil aplicabilidade, principalmente em plantas em que os limites da troca de informação genética é complexo demais. De acordo com Levin (1979), o pressuposto de que as espécies de plantas são populações Mendelianas unidas pelos vínculos de acasalamento não possui apoio substancial. Carson (1985), por exemplo, argumenta que a ênfase no isolamento reprodutivo tende a separar plantas e animais, visto que as primeiras hibridizam muito mais que os animais na natureza. Talvez devido a esse fato, os zoólogos tenham adotado o conceito biológico em maior medida que os botânicos (Luckow, 1995). E por fim, outra crítica relacionada ao conceito biológico está no fato de que ele não pode ser aplicado aos organismos de reprodução assexuada (Andersson, 1990). Assim, de acordo com Burger (1975), esse conceito não funciona como base para um sistema de nomenclatura estável e funcional.

Embora Rambo não tenha feito uma crítica direta apontando as falhas do Conceito Biológico, ele critica o reducionismo genético, dispensando equivocadamente a genética de seu conceito. Mas então, de que maneira seu conceito poderia se encaixar na biologia evolutiva? Em princípio, baseando-se no ambiente e no modo de vida dos organismos, mais particularmente nas adaptações.

Apesar de o ambiente ser central para o darwinismo, dentro da teoria evolutiva o ambiente não chegou a desempenhar um papel de destaque. Já durante a Síntese, o foco se deu nos genes e nos mecanismos de recombinação e mutação. Ao contrário, Rambo procurou utilizar uma abordagem mais inclusiva do que só o gene, buscando trazer a ideia de como os organismos resolvem os problemas impostos pelo ambiente, ou seja, que adaptações os organismos possuem para serem aptos à vida em seu habitat.

Outro conceito contemporâneo ao de Rambo é o Conceito Evolutivo de Espécie, proposto por Simpson (1951). Como já discutido no Capítulo I, para

Simpson as espécies podiam ser definidas como linhagens filogenéticas que evoluem separadamente. Já que Rambo se opunha a relacionar o conceito de espécie com a evolução, esses dois conceitos parecem estar distantes, a não ser pelo fato de usarem caracteres morfológicos para a identificação. Todos os quatro conceitos têm em comum o fato de usarem a morfologia, enquanto o conceito Biológico foca nos mecanismos de isolamento, o conceito Evolutivo introduz o elemento temporal, focando no que Simpson chama de papel evolutivo – a espécie é uma unidade que evolui separadamente. A predição de que duas linhagens se separam no tempo pode se dar tanto pela observação de divergências morfológicas, quanto pela descontinuidade geográfica, e/ ou pela ausência de reprodução (Simpson, 1951).

Portanto, esses conceitos têm como base o conceito morfológico (tipológico), o qual foi utilizado por muito tempo na identificação das espécies. Trata-se de um conceito pré-evolutivo, o qual definia que um grupo taxonômico correspondia a um padrão morfológico ideal. Com o surgimento de novas hipóteses e o aprimoramento de técnicas e estudos sobre os organismos esse conceito acabou sendo aos poucos abandonado, mesmo assim o uso prático de caracteres morfológicos se mantém até hoje, sendo utilizado de modo muito mais cuidadoso. As diferenças morfológicas dos organismos são utilizadas como a hipótese inicial na identificação de populações que possam ser espécies distintas, por isso faz parte da maioria dos dados utilizados na prática taxonômica.

2.5 Aplicabilidade, universalidade e significado teórico

De acordo com Hull (1997), admitem-se três critérios que um conceito científico deva apresentar, são eles: aplicabilidade, universalidade e significado teórico, sendo o primeiro e o último frequentemente opostos. Dessa forma, qualquer conceito que seja escolhido terá alguma limitação, se é aplicável em teoria, possuindo assim significado teórico, dificilmente é também aplicável na prática. Mas, mesmo um conceito não operacional ainda assim pode ter seu valor, pois esse conceito poderá ser útil para gerar hipóteses de importância evolutiva.

O conceito proposto por Rambo foi elaborado para ser aplicado nos organismos vegetais, sua descrição parte de exemplos com espermatófitas apenas. Também, o autor não faz menção de que se pudesse extrapolar seu conceito para além das espécies vegetais, mas podemos tentar transpor a ideia de seu conceito para outros grupos de organismos vivos. Por exemplo, o esquema hierárquico de Rambo poderia ser utilizado em populações de animais, da mesma maneira que nas espécies vegetais, as características que conferem a adaptação do organismo ao ambiente seriam enfatizadas. Além disso, ao se utilizar dessa definição, os organismos de reprodução assexuada seriam agrupados de acordo com as relações adaptativas com o ambiente, portanto, superando as dificuldades do conceito biológico para lidar com a reprodução uniparental. De acordo com Bock (2004), o melhor critério para o reconhecimento de táxons de organismos assexuais é através das adaptações ao meio ambiente. A definição de espécie apresentada por Rambo possui critérios práticos já que utiliza características morfológicas, portanto pode ser operacional.

Assim posto, o conceito de Rambo parece ser capaz de compreender todos os organismos, do ponto de vista epistemológico possui universalidade. Analisando o conceito de Rambo presume-se que ele pode ser aplicado amplamente na natureza desde que se conheça o ambiente em que o organismo ocorra. Provavelmente se encontre dificuldades com os animais, os quais diferentemente das plantas são capazes de locomoção, podendo ter uma área de abrangência maior e diferentes possibilidades de aptidão.

Como visto anteriormente, Rambo acreditava que a proposição do conceito de espécie deveria começar com observações e somente depois especular sobre a teoria. Sendo assim, sua intenção era a de formular um conceito ateorico, mas ao analisarmos os aspectos epistemológicos de sua definição identificamos que tanto o componente histórico como o adaptativo se apoiam na teoria da evolução. Com isso, pode-se afirmar que apesar das críticas feitas ao seu conceito de espécie e especialmente quanto à redação do seu artigo, que ele contém as três propriedades básicas de um bom conceito. É lamentável que o Rambo não tenha

discutido este conceito com seus colegas, tanto botânico como geneticistas, para poder aprimorá-lo.

3 Considerações gerais

As espécies são consideradas como um nível fundamental de organização no mundo biológico, sendo importante para diversos campos de estudos como taxonomia, ecologia, genética, biologia evolutiva e conservação. O debate a respeito da definição dessa categoria é longo, sendo difícil acomodar dentro de um único conceito aspectos distintos encontrados nos diferentes organismos. Nessa tentativa de prever uma estrutura em que os componentes se encaixem, tentamos dar sentido ao que enxergamos na natureza. De acordo com Pigliucci (2003) o problema da espécie não é somente empírico, pois tem fortes implicações filosóficas. Alguns conceitos são mais abstratos, outros são embasados firmemente em teorias, ainda outros procuram ser mais operacionais.

Para os monistas (Sober 1984, Ghiselin 1987, Hull, 1987) que acreditam que um conceito deve ser preferível sobre os outros, a solução do problema das espécies significa encontrar uma definição que seja aplicável a todos os organismos. Mas, dificilmente seria possível encontrar um mesmo critério para reconhecer todos os organismos na natureza. No presente trabalho referimos 26 conceitos de espécies dos quais muitos são incompatíveis, enquanto outros são, na realidade, variantes de outros. Diferentes conceitos surgiram e são importantes no contexto em que foram desenvolvidas, mesmo não sendo úteis na definição prática da espécie. Ao contrário da visão monista, os pluralistas acreditam que diferentes conceitos poderiam ser propostos para cada grupo, ao invés de tentar aplicar um conceito universal (Levin 1979; Briggs and Walters, 1997; Burger, 1975; Ereshefsky, 1992), visto que nosso sistema é incapaz de lidar com a grande dimensionalidade do padrão de variação.

Dois fenômenos parecem trazer as maiores dificuldades para a definição da espécie, são eles a reprodução assexuada e a hibridização. Justamente por esse motivo, Hull (1997) argumenta que os conceitos que focam na reprodução acabam por apresentar problemas na identificação das espécies. Sendo assim, a definição de espécie em plantas se torna mais complexa do que em animais devido as características reprodutivas incluírem frequentemente hibridização,

reprodução assexuada e poliploidia. Dessa forma, é importante uma multiplicidade de abordagens para ter-se uma explicação mais completa.

Rambo propõe um conceito histórico que rivaliza com os conceitos da época, questionando e até mesmo rejeitando os dois principais componentes da teoria de Darwin: variação e seleção. O autor oferece uma abordagem hierárquica diferencial, na qual destaca a importância da relação organismo-ambiente através das adaptações dos indivíduos ao seu meio. Sua visão particular sobre um tema que até hoje desperta controvérsias foi relevante para a época em que foi escrita, dentro do contexto em que ele estava inserido, antecedendo questionamentos que foram surgindo nas décadas seguintes.

Seu conceito trata a espécie como uma entidade real, coesa e independente, e sua concepção da importância do meio ambiente aproxima incidentalmente Rambo com a Síntese Estendida (Laland *et al.*, 2015). A ideia de um conceito baseado na ecologia das plantas é muito pertinente, a percepção de que a ecologia possa desempenhar um papel importante na especiação é utilizada na maioria dos conceitos de espécie, mesmo que implicitamente. Thorpe, em 1945, enunciou sobre o papel das diferenças ecológicas como gatilho para a formação de novas espécies. Segundo Mayr (1963) dificilmente existe um fator ecológico que não afete a especiação direta ou indiretamente. Rambo precede o próprio conceito ecológico, o qual somente foi proposto em 1976 por Leigh Van Valen, o qual afirma que o controle da evolução é feito em grande parte pela ecologia e pelas restrições do desenvolvimento individual. Outros autores como Orr e Smith (1998), Givnish (2010) e Rouhan e Gaudeul (2013) também argumentam sobre a importância da ecologia para a divergência das populações, e seu papel na evolução.

Conforme as divergências ecológicas levam à especiação é preciso entender como essas diferenças podem afetar a diversificação, bem como o papel da ecologia em plantas. Rambo não propõe esse questionamento, mas percebe a importância da ecologia refletida nas adaptações, e não entra em detalhes de como isso vem a ocorrer, nem mesmo parece ser sua intenção tal reflexão. O

objetivo de seu trabalho é empreender uma nova maneira de olhar para as espécies, criando um conceito operacional, mas sem querer substituir o modo como os taxonomistas as classificam.

Por diversos motivos abordados anteriormente, Rambo não se destacou na resolução do problema da espécie. Talvez por estar inserido em um contexto religioso, em que buscava encontrar Deus na natureza, e se opunha a ciência materialista; ou também por ter presenciado toda a transição de pensamentos com a proposição da Síntese Evolutiva, e como alguns naquele tempo, era antiselecionista (por exemplo, Goldschmidt em 1940⁷ afirmava que uma espécie não poderia evoluir através da variação e seleção). Dessa forma, Rambo não poderia ir além de seu conhecimento (apesar de ser vasto) e da interpretação do seu tempo.

Rambo foi um pesquisador em certa medida, a frente de seu tempo, pois ele se diferenciou da maioria dos botânicos contemporâneos seus, que se preocupavam com descrição de floras regionais (na USP, em particular, havia interessados em fisiologia vegetal), enquanto que ele, além destas realizações, dedicou-se a fazer “teoria” em biologia evolutiva. Talvez sem mesmo dar-se conta disso, ele estava participando de um debate em que apenas grandes nomes do meio científico estavam se aventurando.

Portanto, seu trabalho foi singular e de uma visão única para a época, precedendo discussões que foram despontar muito tempo depois. A proposição de novas hipóteses, assim como a de Rambo, é legítima e significativa para o desenvolvimento científico. Além disso, é útil no desenvolvimento de outras hipóteses, ajudando a fortalecer teorias, testar novos problemas e nos permitindo um melhor entendimento da natureza.

⁷ The Material Basis of Evolution.

4 Referências

Anderson E (1936) The species problem in Iris. Ann. Missouri Botan. Garden 23:457-509.

Anderson E (1949) Introgressive Hybridization. New York: Wiley

Anderson E and Stebbins GL (1954) Hybridization as an evolutionary stimulus. Evol 8 (4): 378-388.

Andersson L (1990) The Driving Force: Species Concepts and Ecology. Taxon, 39 (3): 375-382.

Araújo, AM (1997) As duas epistemes de Balduino Rambo. Episteme, Porto Alegre, 2 (3): 105-120.

Araújo AM (2007) Balduino Rambo e a busca de um entendimento da natureza. In: Rambo AB, Grutzmann I e Arendt IC (Orgs.) Pe. Balduino Rambo - A Pluralidade na Unidade: Memória, Religião, Cultura e Ciência. São Leopoldo, Ed. Unisinos.

Avise JC and Ball Jr. RM (1990) Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. In: Futuyma D and Atonovics J (eds) Oxford Surveys in Evolutionary Biology. Oxford: Oxford University Press, pp 45–67.

Avise JC and Wollenberg K (1997) Phylogenetics and the origin of species. Proc Natl Acad Sci USA, 94: 7748-7755.

Babcock EB and Stebbins GL (1938) The American species of *Crepis*: Their Interrelationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis. Carnegie Inst. Washing, Publ. No 504.

Baker RJ and Bradley RD (2006) Speciation in mammals and the genetic species concept. J Mammal. 1; 87(4): 643–662.

Beckner M (1959) The Biological Way of Thought. Columbia University Press, New York.

Blackwelder RE (1967) Taxonomy: a text and reference book. Wiley, New York

Beurton PJ (1995) How is a species kept together? Biol Philos, 10:181-196.

Bock WJ (2004) Species: the concept, category and taxon J Zool Syst Evol Research 42, 178–190.

Briggs D and SH Walters (1997) Plant variation and evolution. 3rd edition. Cambridge University Press.

Bunge M (1979) *Treatise of basic Philosophy: A world of systems*. Dordrecht: Reidel.

Burger WC (1975) The Species Concept in *Quercus*. *Taxon*, 24 (1): 45-50.

Cai L, Giraud T, Zhang N, Begerow D, Cai G, Shivas RG (2011) The evolution of species concepts and species recognition criteria in plant pathogenic fungi *Fungal Diversity*, 50:121–133.

Cain AJ (1954) *Animal species and their evolution*. Hutchinson University Library, London.

Carson HL (1985) Unification of Speciation Theory in Plants and Animals. *Syst Bot*, 10 (4): 380-390.

Casacci LP, Barbero F and Balletto E (2014) “Evolutionarily Significant Unit” concept and its applicability in biological conservation. *Italian Journal of Zoology* 81(2): 182-193.

Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR (1997) Practical approaches to species concepts for living organisms. In: Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR (eds) *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, pp 1-15.

Clausen J, Keck DD, Hiesey WM (1940) Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environment on Western North American plants. Washington, DC, USA: Carnegie Institution of Washington. Publications No. 520.

Clements FE, Martin EV and Long FL (1950) *Adaptation and Origin in the Plant World*. Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts.

Cracraft J (1983) Species Concepts and Speciation Analysis. *Cur Ornith* 1: 159-187.

Cracraft J (1987) Species concepts and the ontology of evolution. *Biol Philos* 2:329–346.

Cracraft J (1989) Species as entities of biological theory. In: Ruse M (ed) *What the philosophy of biology is. Essays dedicated to David Hull*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 31–52.

Cronquist A (1968) *The evolution and classification of flowering plants*. New York Botanical Garden, New York.

Darlington CD, Wylie AP (1955) *Chromosome atlas of flowering plants*. 2nd edition. George Alien & Unwin Ltd., London.

Darlington CD (1956) *Chromosome botany*. Allen and Unwin, London.

Darwin C (1859) *On the Origin of Species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: Murray, 502 pp.

De Vries (1912) *Species and varieties: Their origin by mutation: Lectures delivered at the University of California*. 3rd ed. Chicago: Open Court.

de Queiroz K (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: Howard D, Berlocher SH (eds) *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Oxford, pp 57–75.

de Queiroz K (2005) A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc Calif Acad Sci* 56:196–215.

Dobzhansky T (1935) A Critique of the Species Concept in Biology. *Philos Sci* 2, 3: 344-355.

Dobzhansky T (1937) *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.

Dobzhansky T (1950) Mendelian populations and their evolution. *Am Nat* 84:401–418.

Egler FE (1942) Vegetation as an object of study. *Philos Sci* 9 (3):245-260.

Ehrlich PR and Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evol* 18(4): 586-608.

Ehrlich PR and Raven PH (1992) Differentiation of populations. In: Ereshefsky M (ed.) *The units of evolution: Essays on the nature of species*. MIT Press, Cambridge, pp 57-68.

Eldredge N and Cracraft J (1980) *Phylogenetic analysis and the Evolutionary Process*, Columbia University Press, New York.

Epling CC (1947) Natural hybridization of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Evol*, 1 : 69-78.

Ereshefsky M (1992) Species, higher taxa, and the units of evolution. In: Ereshefsky M (ed) *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*. MIT Press, pp 381- 398.

Ereshefsky M (2001) *The poverty of the Linnaean hierarchy. A philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, UK

Feibleman JK (1954) Theory of integrative levels. *British J Philos Sci*. 5: 59-66.

Folguera G (2011) *Filosofía de la Biología: Análisis crítico de las jerarquías en la teoría de la evolución*. Editorial Académica Española

Folguera G y Araújo AM (2012) Análisis histórico y filosófico del predominio de la genética dentro de la síntesis biológica. In: Silva CC y Salvatico L (eds.) *Filosofía e História da Ciência no Cone Sul*. pp. 129 – 137.

Frankham R, Ballou JD and Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.

George TN (1956) Biospecies, chronospecies and morphospecies. In: Sylvester-Bradley PC (ed) *The species concept in paleontology*. Systematics Association, London, pp 123–137.

Ghiselin MT (1974) A radical solution to the species problem. *Syst Zool* 23: 536–544.

Ghiselin MJ (1987) Species Concepts, Individuality, and Objectivity. *Biol Philos* 2, 127–143.

Givnish TJ (2010) Ecology of plant speciation. *Taxon*, 59(5): 1326-1366.

Goldschmidt R (1940) *The material basis of evolution*. New Haven: Yale University Press.

Gould S J (2002) *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.

Grant V (1953) The role of hybridization in the evolution of the leafy-stemmed gillias. *Evol* 7(1): 51-64.

Grant V (1957) The plant species in theory and practice. In: Mayr E (ed) *The species problem*. *Amer Assoc Adv Sci Publ* 50, 39-80: 67.

Grene M (1987) Society Hierarchies in Biology. *Am Sci*, 75 (5), pp 504-510.

Hennig W (1966) *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Hey J (2001) *Genes Categories and Species*, Oxford University Press.

Hey J and Wakeley J (1997) A coalescent estimator of the population recombination rate. *Genetics* 145:833-846.

Hull DL (1965) the effect of essentialism on taxonomy. *British J Philos Sci*, 15, 314-326.

Hull DL (1987) Genealogical Actors in Ecological Roles. *Biol Philos* 2, 168–184.

Hull DL (1997) The ideal species concept – and why we can't get it. In: Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR (eds) *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, pp 357- 380.

Hull DL (1999) On the Plurality of Species: Questioning the Party Line. In: Wilson R (ed) *Species: New Interdisciplinary Essays*. MIT Press, pp 23-48.

Huxley J (1954) The evolutionary process. In: Huxley J, Hardy AC, Ford EB (eds) *Evolution as a process*. George Allen and Unwin: London, pp 1-23.

Kornet D (1993) Internodal species concept. *J Theor Biol* 104: 407–435.

Kornet DJ and McAllister JW (1993) The composite species concept. In: Kornet DJ (ed) *Reconstructing species: Demarcations in genealogical networks*. Ph. D. diss., Institute for Theoretical Biology, Leiden Univ., Leiden, pp 61-89.

Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E and Odling-Smee J (2015) The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc R Soc B* 282 (1813) p. 20151019) The Royal Society.

Leppik EE (1955). *Dichromena ciliata*, a noteworthy entomophilous plant among Cyperaceae. *Am J Bot*, 455-458.

Leppik EE (1957) Evolutionary relationship between entomophilous plants and anthophilous insects. *Evol* 11(4): 466-481.

Levin DA (1979) The nature of plant species. *Science*, 204 (27): 381-384.

Levins R and Lewontin R (1985) *The dialectical biologist*. Harvard University Press.

Lotsy, JP (1916) *Evolution by means of hybridization*. The Hague: Martinus Nijhoff.

Lotsy JP (1931) On the species of the taxonomist in its relation to evolution. *Genetica* 13: 1–16.

Lovell JH (1918) *The flower and the bee: Plant Life And Pollination*. C. Scribner New York.

Luckow M (1995) Species Concepts: Assumptions, Methods, and Applications. *Syst Bot* 20 (4):589-605

Mallet J (1995) A species definition for the modern synthesis. *Trends Ecol Evol* 10:294–299

- Mayden RL (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem In: Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR (eds) *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, pp 381- 424.
- Mayr E (1940) Speciation phenomena in birds. *Am Nat* 74: 249–278.
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.
- Mayr E (1955) *Summation: Systematics and modes of speciation*. Biology Colloquium. Corvallis.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mayr E (1980) Some thoughts on the history of the evolutionary Synythesis. In: Mayr E and Provine WB (eds) *The Evolutionay Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, pp 1-48.
- Mayr E (1982) *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard University Press, 974 pp.
- McDade LA (1995) Species Concepts and Problems in Practice: Insight from Botanical Monographs. *Syst Bot* 20 (4): 606-622.
- McKittrick MC and Zink RM (1988) Species concepts in ornithology. *Condor* 90:1–14
- Mishler BD and Donoghue MJ (1982) Species Concepts: A Case For Pluralism, *Syst Zool* 31: 491-503.
- Nelson G and Platnick NI (1981) *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*, Columbia University Press, New York.
- Nixon KC and Wheeler QD (1990) An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6: 211-23.
- Novikoff AB (1945) The concept of integrative levels and biology. *Sci* 101: 209-215.
- Odum EP (1959) *Fundamentals of ecology*. 2nd edition. V. B. Saunders Co., Philadelphia.
- O'Hara RJ (1993) Systematic generalization, historical fate, and the species problem. *Syst Biol* 42:231–246
- Orr MR and Smith TB (1998) Ecology and speciation. *Trends Ecol Evol*, 13(12): 502-506.

Paterson HEH (1985) The Recognition Concept of Species. In: Vrba ES (ed.), Species and Speciation, Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria, pp. 21-29.

Paterson HEH (1993) Evolution and the Recognition Concept of Species. Baltimore, Johns Hopkins University Press.

Pattee HH (1973) The physical basis and origin of hierarchical control. In: Pattee HH (ed.) Hierarchy theory: the challenge of complex systems. Braziller, New York, pp. 71-108.

Pigliucci M (2003) Species as family resemblance concepts: the (dis-)solution of the species problem. *BioEssays* 25:596–602

Pleijel F and Rouse GW (2000) Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proc R Soc Lond B* 267:627–630

Popper K (1963) *Conjectures and Refutations: The Growth of Scientific Knowledge*, Routledge: London.

Poulton EB (1903) What is a species? *Proc. Ent. Soc. London*, pp. lxxvi-cxv

Rabuske A (1987) Balduino Rambo, S.J.: Sacerdote, Naturalista, Escritor e Líder Popular. *Pesquisas, História* n.6, 117 pp.

Rabuske A (2007) Balduino Rambo: cientista e religioso In: Rambo AB, Grutzmann I e Arendt IC (Orgs.) *Pe. Balduino Rambo - A Pluralidade na Unidade: Memória, Religião, Cultura e Ciência*. São Leopoldo, Ed. Unisinos, pp 35-56.

Rambo B (1942) *A Fisionomia do Rio Grande do Sul*. Livraria Selbach de Porto Alegre, 360 pp.

Rambo B (1957) *Die Auslese im Naturversuch*. *Pesquisas* 1: 181-219.

Rambo B (1959) Towards species concept in plant evolution. *Pesquisas*, 3: 455-493.

Rambo B (1994) *Em busca da Grande Síntese*. Tradução de Arthur Rabuske. São Leopoldo, Ed. Unisinos, 404 pp.

Rambo B (1998) *Em Busca da Grande Síntese: Amor de amizade à natureza*. V. 2, São Leopoldo, Ed. Unisinos, 219 pp.

Rambo B (1999) *Em Busca da Grande Síntese: Liberdade plena do homem redimido*. Tradução de Arthur Rabuske. V. 3, São Leopoldo, Ed. Unisinos, 295 pp.

Rambo AB (2007) Novas Respostas para Velhas Perguntas. In: Rambo AB, Grutzmann I e Arendt IC (Orgs.) Pe. Balduino Rambo - A Pluralidade na Unidade: Memória, Religião, Cultura e Ciência. São Leopoldo, Ed. Unisinos, pp 11-34.

Ridley M (1989) The cladistic solution to the species problem. *Biol Philos* 4:1–16.

Ridley M (2004) *Evolution*. 3rd edition. Blackwell Scientific Publishing, Malden.

Rosen DE (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst Zool*, 27,159-88.

Rosenberg A (1985) *The Structure of Biological Science*, Cambridge Univ. Press, New York.

Rossello-Mora R and Amann R (2001) The species concept for prokaryotes. *FEMS Microbiol Rev* 25:39–67.

Rouhan G and Gaudeul M (2013) Plant Taxonomy: A Historical Perspective, Current Challenges, and Perspectives. In: Pascale Besse (ed.), *Molecular Plant Taxonomy: Methods and Protocols*, Methods in Molecular Biology, pp 1-37.

Rowe JS (1961) The Level-of-Integration Concept and Ecology. *Ecol* 42 (2): 420-427.

Ryder OA (1986) Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends Ecol Evol* 1:9–10.

Salthe SN (1985) *Evolving hierarchical systems*. Columbia Univ. Press, New York.

Sharma AK (1956) A New Concept of a Means of Speciation in Plants, *Caryologia*, 9:1, 93-130

Simpson GG (1943) Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleontology. *Ann NY Acad Sci* 44:145–178

Simpson GG (1951) The species concept. *Evol* 5:285–298

Simpson GG (1961) *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press.

Sivarajan, VV (1991) *Introduction to the principles of plant taxonomy*. Cambridge University Press.

Smith WW (1934) The Hooker Lecture: Some Aspects of the Bearing of Cytology on Taxonomy. *Proc Linn Soc London* 145 (1). Blackwell Publishing Ltd.

Sneath PHA (1976) Phenetic taxonomy at the species level and above. *Taxon* 25:437–450

Sneath PHA and Sokal RR (1973) Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numeral Classifications. San Francisco: Freeman.

Sober E (1984) Sets, Species, and Natural Kinds: A Reply to Philip Kitcher's 'Species'. *Philos Sci*, 51: 334–341.

Sokal RR and Crovello TJ (1970) The biological species concept: a critical evaluation. *Am Nat* 104:127–153.

Sokal R and Crovello T (1992) The biological species concept: A critical evaluation In: Ereshefsky M (ed) *The units of evolution: Essays on the nature of species*. MIT Press, Cambridge, pp 27-56.

Stamos D (2003) *The species problem: biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Oxford : Lexington.

Stebbins GL (1940) The significance of polyploidy in plant evolution. *Am Nat* 74: 54-66.

Stebbins GL (1950) *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press.

Stebbins GL (1947) Types of polyploids: their classification and significance. *Adv Genet*, 1:403–429.

Stebbins GL (1980) Botany and the synthetic theory of evolution. In: Mayr E and Provine WB (eds) *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, Harvard University Press, pp 139-152.

Taylor JW, Jacobson DJ, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS, Fisher MC (2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genet Biol* 31:21–32

Templeton AR (1989) The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte D, Endler JA (eds) *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp 3–27

Thorpe WH (1945) The evolutionary significance of habitat selection. *Jour. Animal Ecol.*, 14: 67-70.

Turesson G (1922a) The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3:100–113

Turesson G (1922b) The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, 3:211–350

- Van Regenmortel MHV (1992) Concept of virus species. *Biodivers Conserv*, 1 (4): 263-266.
- Van Valen L (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25:233–239.
- Waples RS (1991) Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of 'species' under the Endangered Species Act. *Mar Fish Rev* 53:11–22.
- Wiley EO (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Syst Zool* 27:17–26
- Wilkins JS (2009) *Species. A history of the idea.* University of California Press, Berkeley, CA
- Wilkins JS (2011) Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa*, 2765: 58-60.
- Willmann R (1985) Reproductive isolation and the limits of the species in time. *Cladistics*, 2, 336-8.
- Woodger JH (1929) *Biological Principles, a critical study.* Harcourt, Brace & Co. London & New York.
- Wu C-I (2001) The genic view of the process of speciation. *J Evol Biol* 14:851–865

5 Anexo

Requisas

Número 3

1859

Instituto Archaebotânico de Requisas
Paró Alegre - Caixa Postal 1358 -
Rio Grande do Sul - Brasil

TOWARDS THE CONCEPT OF SPECIES IN PLANT EVOLUTION.

B. Rambo SJ

We botanists find ourselves confronted with an highly perplexing situation: we do not exactly know the meaning of our fundamental concept, the *Species*. Tacitly or explicitly, we adhere to a lame expedient declaring that a species is what a good taxonomist describes and names as such. This very poor definition, which one would be justified, in any other exact science, to call a desperate shift, constitutes the most serious drawback in the whole of our field of research.

At first sight, this handicap, although troublesome and full of hidden pitfalls, does not seem to be invincible; an ever increasing refinement of means and methods would, time and talents given, overcome it, and bring systematics to its final perfection. This is so much so that every observer not familiar with the shortcomings of the current concept of the species would doubtless regard the problem as solved.

Unfortunately, this dream lies beyond the reach of descriptive Botany. The very mentioning of such genera as *Rubus*, *Crataegus*, *Hieracium*, and the confused, discrepant, and often contradictory treatment they have received from their several monographers, demonstrates, without any lengthy argument, that it is impossible, by way of mere description, to define what a species really is. Each and every flora contains a lot of difficult species and genera that prove stubbornly resistant to any satisfactory description and subdivision; take, as local examples in my own South Brazilian flora, *Achyrocline saturoideoides* (Lam.) DC., *Zornia diphylla* (L.) Pers., *Passiflora foetida* L., and certain sections of the genera *Baccharis*, *Eupatorium*, *Vernonia*, and many others.

As a consequence, our natural system of plants has always been a more or less happy compromise between the reality of living units and the professional flair of the good taxonomist. Now, if Botany were nothing else but a descriptive science with practical

aims, one might put its flaws to the account of Nature's complexity and Man's imperfection, and leave it at that; but this cheap surrender is no longer permitted. Since the days of Lamarck and Darwin, we hear of the origin and evolution of the Species, and we hear it so often and so pretentiously proclaimed that the fundamental uncertainty of the concept has fallen below the horizon of our eyes; this all the more as the common reader does not even suspect of the essential ambiguity of the concept. Evolutionists tell us wonderful things about their creed, but the critical reader, in the end, does not know *what evolves into what*. Suppose that descriptive concept of the Species is the only that can be established, there remains no chance for clear thinking and valid generalizations.

And yet, despite of all confusion and uncertainty, there exists a general conviction among biologists that *the Species is a natural unit* with a status of its own; they have always keenly felt the essential lack of precision of their tool. In recent years, the genetically minded Neo-Darwinism has undertaken a truly heroic effort towards a new systematics, the center and core of which is the concept of the Species. They fondle the explicit or implicit supposition that life is but an higher level of material processes, and their system is so well contrived that the uncritical reader is left with the impression of diagrammatically clear definitions and results. Concededly, it is very tempting to cut the knot by force; but one must beware of every kind of over-simplification: what apparently presents itself as an ideal solution, is nothing else but a temptation to follow a blind alley.

In my opinion, the genetical approach to the problem of the Species has proved unproductive; in its final consequences, it leads to the destruction of the concept. There must be some primary error in the mechanistic chain of thought; it seems well-nigh ripe for collapse, and there is no reason to postpone the inevitable.

But it is not the place here to discuss the several definitions of the Species proposed by neo-Darwinism; this paper is meant to view the problem from an entirely different angle. May be the method adopted seems heterodox or even heretical; nevertheless, it is borne by a sincere and honest desire to do away with some fundamental obstacles that obscure, and even bar, the way to a workable concept of the Species. My intention is not primarily to interfere with the traditional descriptive Species of the taxonomists, but only to seek for a concept of the Species that lends itself for universal use and generalization.

I. ANALYSIS OF THE SPECIES.

The Species, as I visualize it, may be envisaged as composed of four distinct levels of characters; let us examine them one by one and give them their hierarchical position.

1. Take for instance the American water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, one of the most common species in ponds and slow rivers of southern Brazil. It belongs to a genus, *Eichhornia*, and to a family, the Pontederiaceae. All species of the genus *Eichhornia*, for example, the widely ranging *E. azurea* (Swartz) Kunth have, independently from any taxonomist, good or bad, a series of characters in common with *E. crassipes*, which are, in current terminology, the genus and family characters. Although there exists a definite relationship of the whole family (Pontederia, *Eichhornia*, *Reussia*, *Heteranthera*) to wet habitats, the distinguishing characters of the flower, the fruit and the seed by which a given plant is recognized as belonging to the Pontederiaceae and the genus *Eichhornia*, have nothing to do with these peculiar circumstances.

What has been demonstrated for *Eichhornia crassipes* holds true for each and every species of the whole flora of the globe. In the same pond and often intermingled with the floating islands of *Eichhornia*, we find *Pistia stratiotes* L. which, notwithstanding the striking similarity in its mode of life, belongs to an entirely different family, the Araceae, most of whose members prefer less wet or even dry niches. All large genera, even the recognizedly natural ones, abound in groups of species that possess no sizeable difference on the generic level, although their distinctness on the specific one may be as clear-cut as ever. Thus *Baccharis trimeria* (Less.) DC. and *B. villosa* Heer, not only belong to the natural genus *Baccharis* but also to the very distinct group of the *Caulopterae*; nevertheless, the former is restricted to swamps and peat bogs, the latter to very dry habitats on the South Brazilian steppe (campo); *Oxyptalum erectum* Mart. et Zucc. and *O. lanatum* DCne, within the natural genus *Oxyptalum* subgenus *Euoxyptalum* (DCne), Malme, appertain to the same section *Odontostemma* Malme, but the former is an erect herb of wet grassy places, the latter a climber in dry, rocky, and shrubby habitats; *Petunia violacea* Lindl. and *P. excellens* R. E. Fries, at first glance, are representatives of the same natural genus *Petunia*, but the first is a prostrate herb, the latter an upright, half-woody shrub.

Thus, we here at grips with a well defined level of char-

acters which have nothing to do with the present and concrete aptness for life of a given unit of the system; what they do is, in a more general way, to bond together the individual species backward with the historical past of the natural genus.

In the above chosen examples, this level of characters coincides with what in current taxonomy is called a genus; as it is not in my mind here to discuss the problem of this systemic unit, I prefer to give it the unprejudiced name of *historic level*, meaning the whole of the characters that do not immediately and concretely determine the aptness for life in a given environment. Thus, all characters of the family and the higher categories of the system necessarily belong to the historic level; as to the genus, all species of some very natural units like *Eichhornia* are, evidently, of the same historic level; but in the great majority of the large genera, even in those which, from the viewpoint of the current descriptive taxonomy, are "very natural", there exist many different historic levels. Descriptive genus and historic level must often be in discordance, because the definition of the genus, more often than not, is weighed in favor of the flower characters only, whilst the historic level is based on the identity of all parts, vegetative and reproductive.

The term "historic level" neither implies nor excludes Evolution; it simply states a fact, without any attempt to explain how it managed to come into being. What we badly need here is a workable tool for the study of Evolution, and not a concept presupposing the supposition.

2. The second level of characters may be exemplified by the same species cited above: *Eichhornia crassipes* and *E. azurea*. No botanist would hesitate in ascribing them to one and the same natural genus, which exactly corresponds to my here adopted terminology of an historic level. The structure of the flower and the fruit, the inflorescence and the general characters of the whole plant are so strikingly similar that it would not be easy to distinguish them by these differences alone.

Nevertheless, there is for either species a set of characters that render them absolutely distinct. *E. crassipes* has a relatively large bunch of thin and tender roots, a short and contracted stem, a rosette of horizontally spreading leaves with inflated petioles slightly curved upwards towards the spoonlike blade; *E. azurea* has much thicker and less branched roots distributed along the knots of the long stem hidden in the mud, and more or less erect leaves with a flat blade and no trace of inflation on the petiole.

Now, the crucial question is: What renders intelligible these distinct sets of characters which have been considered by the taxo-

nomists as sufficient grounds for establishing two different species? Everybody not imbued with irrational preconceptions will present a ready answer: Evidently, the differential aptness for life in the water. *E. azurea* is a plant rooted in the mud with a very peculiar habit usual not only in related genera of the same family (*Pontederia*, *Reussia*, *Heteranthera*) but also in widely separated groups of the system, like *Nymphaea*, *Limnanthemum*, *Regnellidium*; *E. crassipes*, on the contrary, freely floats on the water sharing this mode of life with *Pistia*, *Salvinia*, *Azolla*; in other words: the specific difference of *E. azurea* and *E. crassipes* lies in their differential aptitude for two well defined modes of life: rooted-in-the-mud, and floating-on-the-water.

A very important aspect of this second level is the non-transitional nature of its characters. A rhizome of *E. azurea* may be torn from its mother plant and carried by the water to another niche where it takes roots and develops into a new specimen; but never is it found floating on the surface of the pond or swamp. *E. crassipes* may be deposited in the mud when the water dries up, and survive there for some time; but it develops very poorly, and returns to its floating habit as soon as water comes again.

From this it follows that the differential characters of *E. crassipes* and *E. azurea* cannot be expressed in terms of more or less, but only in concepts of different quality. A floating plant requires devices qualitatively different from those of a plant rooted in the mud; whilst the former will irremediably be doomed to perish when landed on the drying mud, the latter will undergo the same fate when floating on the open water.

Examples of this category can easily be cited by the hundreds. Let us examine some species of the genus *Tillandsia* which are, in striking contrast to *Eichhornia*, extreme air plants. There are at least three distinct ways along which the specific aptness for life is obtained. The Peruvian species *Tillandsia murorum* Mez is a cushion-forming plant without any connection with the soil, which would be entirely useless since rain is practically absent on its typical place, the ruins of Cajamarquilla; all humidity comes from the local fog (garoa) which is absorbed by the scales of the leaves. Although there may be other descriptive characters more workable for the elaboration of a key, the complete absence of any root function certainly is the decisive essence of this species. It is true, there exist other species with the same aptness for life, like *T. latifolia* Meyen on the shifting sand dunes of Pachacamac, but they can readily be told from *T. murorum* by their characters on the first level. *Tillandsia*, like most of the large genera, may be a

"natural" unit for descriptive purposes, but it cannot by any means be considered as an historic unit equivalent for all species.

The second type of specific aptness for life is demonstrated by the South Brazilian species of the section Anoplophytum. Most of the species (*T. aeanthos* (Lois.) L. B. Smith, *crocata*, (Morr.) Bak., *pulchella* Hook., etc.) are common epiphytes or occasional petrophytes throughout the whole of the forest region. Their roots are reduced to simple fixing organs, water and mineral food being absorbed by special organs of the leaves, as it is the case with the foregoing group. The differences between the several species sometimes are very slight and can be put to account of the third level to be analysed on the following pages. The decisive moment in the distinction of the species, as it would be the case with the rootless *Tillandsia*, lies in the fact that various slightly different historic levels present the same aptness for life in relationship to the same ecological exigencies.

The third type is represented by the most widely ranging species of the genus, *T. usneoides*. Except for the young seedlings, it has no roots at all. The function of fixing the plant to the trees is fulfilled by a special and unique transformation of the stem. Due to its atypical development, it permits the plant to hang from the tree, at the same time exercising the role of a dense and interwoven screen for collecting food particles and humidity. There may be many descriptive characters that make the recognition of *T. usneoides* easy; but the real essence of the species lies in its peculiar aptness for life. If *Eichhornia crassipes* is an extreme inhabitant of open water, *T. usneoides* is a no less extreme inhabitant of the open air.

The characters of the specific aptness for life are called, in this study, the *specific level*; since it is decisive for the definition of the Species as I understand it, we must needs return to it in a further chapter.

3. The first and the second level, especially in clear-cut cases like the preceding ones, have rarely or never been a field of divergence among taxonomists; there has always existed a tacit consensus that the characters of the first level belong, in some obscure and indefinite way, to the past history of the genus and the higher categories of the system; and that those of the second level, in all cases where their relation to the concrete aptness for life is clearly marked, define a good natural species.

Unfortunately, the same cannot be said of the third level we now pass to analyse. Generally speaking, both the different treat-

ments given to the "difficult" groups by the taxonomists, and the antagonistic theories established by the evolutionists, always center in the small variations almost every species is liable to present. Leaving aside the well-known bones hard to crush, like *Rubus*, *Crataegus*, *Hieracium*, let me examine some examples taken from my own South Brazilian flora; for almost 30 years I am observing, collecting, and comparing the descriptive species of this flora whose components, not only as to their taxonomic identity, but even more as to their ecological requirements, are personal acquaintances of mine.

There is the genus *Achyrocline* with two Riograndean species, *A. saturoioides* (Lam.) DC. and *A. alata* (H.B.K.) DC. The latter is a denizen of swampy places more or less covered with shrubs, the former grows exclusively on dry and open steppe (campo). Apart from their different aptness for life, their habit is so different that there can never be a doubt as to the identity of a given sample.

A. alata, as far as my observations go, is a very constant species; the divergences from sample to sample — there are 37 collections in my herbarium — do not even attain the level of what a conservative taxonomist would call a variety.

Entirely different is the situation with *A. saturoioides*. There is not one part in the whole plant that does not vary: the indument of the stems and the leaves, the size of the leaves, the color of the clustered heads. The extreme forms of my 84 collections diverge in such a degree that one should not treat too unkindly the taxonomists who described them under different species.

Now, I am an highly conservative botanist, not being in the least interested in creating "new species *Mih!*"; it has always been my most honest effort to make a given specimen square with the hallowed descriptions and names of the masters in Botany. So I tried several times to identify my collections with the units called species by the splitters, varieties and forms by the lumpers. In some cases, it proved relatively easy to ascribe some two or three specimens to a given name; in most cases, however, all labor proved fruitless because of the transitional forms that obliterate all clear-cut distinctions. In all such cases, the greater the number of random collections, the more difficult the decision of the taxonomist is rendered; which means that all efforts to describe and name the variants end in a morass of confusion.

What remains constant in all samples is, in contradistinction to *A. alata*, the specific aptness for life on dry and open habitats.

An even more striking example of extreme variability without any sharp limits between the "species" is *Zornia diphylla* (L.) Pers. Benham recognizes one only valid species with several varieties

and forms; Burkart subdivides the polymorphous group into 4 more or less definable species. But this expedient, which at first sight seems to do away with the puzzle, vanishes into blue air if one tries to apply it to a large random sampling, say of the 85 collections of my herbarium. What remains in the end is only this: a more or less well defined set of characters on the historic level separating *Zornia* from the other Hedysaraceae; and a clear-cut aptness for life on dry to arid habitats on the specific level. In many cases, it is true, the specimens may be attributed, without any hesitation, to this or that species and name; but many of the specimens may be ascribed, with the same right, to one, two, three of them.

A very similar situation obtains with *Halimium brasiliense* (Lam.) Gross., the only member of the Cistaceae on the Brazilian steppes. The shape and size of the leaves, the more or less intense hairiness, the very habit of the plant vary in such a degree that during many years I did not recognize some sterile collections as belonging to this otherwise well-known species. In the moment you begin to compare them with one another, and try to identify them with the current varieties of the monographers, you are lost in trouble and indecision. Here again, the only constant character on the second level is the plant's aptness for life on extremely dry habitats.

A truly classical case is presented by *Passiflora foetida* L. Killip, on the basis of almost all herbaria of the world, divides this species into 36 varieties each of which had before been given one to a dozen different names. *P. foetida* differs from all other South Brazilian species by its prostrate to slightly ascending habit and its sturdy rootstock. Up to what degree of certainty or convenience Killip's (and every other's) subdivision may lead, is a question to be decided among the professionals of the genus; the only certain thing is that all those varieties present the same characters on the historic level, and the same aptness for life on dry and open to shrubby habitats of the second level; on the third level, one may arrange a thousand collections according to their mutual similarity and, for convenience's sake, call the different sectors variety A, variety B, and so forth, but in the end you will find yourself at a serious loss in squaring some new collection with one of our self-established scheme. Therefore, for the third time, if there is no decisive difference on the historic level, and no specific aptness for life on the second, one never will be able to speak of a "good" species or a "good" variety; in plain Saxon: there is no means to define a species by the characters of the third level.

The principal reason why there prevails a truly Babylonian confusion as to the characters of the third level and their evaluation relatively to the classic taxonomy lies in too little field observation and too much herbarium work. Even a modern monographer would be very happy if he had a hundred of complete and well preserved random collections at his disposal before beginning his work; and if it holds true that for a given species no amount of material is large enough, the difficult species never will be present in any herbarium with a sufficient number of variants. The larger the material available, and the more exact the field observation, the less the conservative student will be inclined to encumber taxonomy with nicely constructed but well-nigh useless hierarchies of species, subspecies, varieties, subvarieties and forms.

The third level of characters is called, in the terminology adopted here, the *variant level*; I shall return to its nature and significance in the following chapter.

4. There is another level of characters which may be mentioned in passing only, viz., the individual differences between specimens which are otherwise identical on all three levels. Since they have no importance at all on the definition of the Species, we may discard them as irrelevant.

II. THE APTNESS FOR LIFE.

Several times in the preceding chapter, I mentioned the aptness for life as the decisive character of the Species; it is indispensable to put the full signification of this term into evidence.

If I here concentrate my attention on the second level, it must not be lost sight of that the total aptness for life consists of the harmonious interplay of all three levels together; the special emphasis given to the second level is only meant to put into relief those characters that determine the fitness for existence of a given unit in a given environment. Thus, I do not intend to deny or to minimize the characters of the first level belonging to the past history of the plant; they simply do not concern us here. Following the same trend of considerations, I do not question that at least some of the characters of the third level may, in an accidental and secondary way, modify the aptness for life of the variants endowed with them; they will, in their proper place, deserve our careful attention.

First and foremost, aptness for life is taken here as a simple and bare fact, without any hypothetical or philosophical impli-

cation; for this reason, I shun the term "adaptation" which is prejudiced by suppositions other than bare factual observation. That the characters peculiar to *Eichhornia crassipes*, *Tillandsia usneoides*, and hundreds of other clear-cut species endow these units with an efficient aptness for life in the concrete environment they factually occupy, lies beyond all possibility of doubt, or else our whole system of knowledge is fundamentally wrong, throwing all science into ruin. I do not affirm that the concrete aspect of this aptness for life in the cited species is the only possible, since there are somewhat different solutions, as observed in other swimming phanerogams like *Lemna*, *Spirodela*, *Wolffia*, *Wolffella*; but that it is one of the possible solutions, and an efficient one, since the characters of so widely separated units as *Eichhornia*, *Pistia*, *Salvinia*, *Azolla* are essentially identical.

A plant cannot exist in a vacuum; in order to fulfill the two essential functions of life, namely, self-existence and self-perpetuation, it necessarily comes into contact with an overwhelming set of factors that are located in the surrounding world. Now, it is a fact prior to all theoretical or philosophical considerations that all existing species possess their specific aptitude for life, independently of their having been directly created or come into being by evolution.

Because of the decisive role which the external world plays in the life of the plant, we must examine these factors more closely. A great many of them are of an evidently *discrete nature*. The external circumstance of rooted-in-the-mud-of-a-pond is clearly discrete from that of floating-on-the-surface-of-the-water; the same obtains with lying-without-roots-on-the-shifting-sands, fixed-with-roots-on-bark, hanging-without-roots-from-the-trees. In all these cases, the line of specific distinction between two or more units belonging to the same historic level is hard and fast; transitional forms — it must be stressed: within the same historical level of nearly related units — neither exist nor can they be imagined without recourse to chimeric monsters.

But it must be confessed that discreteness is not the prevailing character of the physical environment of the plant. The conditions of water, soil, climate in most cases are transitional. There is a continuous transition between the open water, the swamp, the wet meadow, the dry steppe, and the bare rock outcrops; another leads from the tropical jungle to the arctic ice-field; still another from the deep fertile soil to the shifting sanddunes of the desert.

Here the definition of the Species by its aptness for life apparently comes to a deadlock: as the environmental factors, especially

the physical ones, are mostly transitional, clusters of forms would be the natural response to them and, as an ultimate consequence, clear-cut species would be absent from the great majority of plants.

Now, every taxonomist however prepossessed by evolutionistic theories knows that this is not the case. Every individual plant, like all other living things, has its *elasticity of aptness for life*, sometimes very broad, sometimes very narrow, but always well pronounced; every racial strain of variants, even pure lines in the sense of genetics, can exist and does exist within a well defined periphery of varying conditions; and every species, in the sense I am trying here to define it, has its optimum, its maximum, and its minimum, which are composed of the sum total of the elastic behaviours of all individuals and all variants belonging to it.

One of the most important clues for a better understanding of the Species is hidden in this fact. A Species does not react to a transitional environment by transitional characters; there is a center of aptness in which it develops best, and there is a maximum and a minimum of conditions which put a definite stop to its life activities. The gap between these extremes is bridged over by the Species' inborn range of aptness for life.

So it comes to pass that there exist infinitely less Species than micro-niches, and that a Species, even in transitional conditions, remains a *discrete unit*. As an example, let us take some well defined species of the genus *Mimosa*, all belonging to the natural series of the Lepidoteae.

M. incana (Spreng.) Benth. is a dense shrub inhabiting swamps; *M. pilulifera* Benth., somewhat similar in habit but clearly distinct in all its parts, occurs in swampy marshes to half-dry thickets; *M. daleoides* Benth., a slender shrub on dry campos; *M. involucreta* Benth., a cushion plant, is only found in crevices of exposed rocks; *M. scabrella* Benth., a middle-sized tree, is characteristic for the damp Araucaria forests.

All of the cited species are found in the same region, the northeastern highlands of Rio Grande do Sul, although the total area of most of them covers a much larger portion of southern Brazil. On the northeastern highlands, where the above species may be collected within less than one kilometer, the gradual transition between open Sphagnum swamps, marshy thickets, dry open grassy places, swampy Araucaria forests, peat bogs in the fog belt of the eastern rim, and bare rocky outcrops constitutes a universal rule in the ever changing landscape. What is important for us here is that neither the genus *Mimosa* nor its very natural subdivision of the Lepidoteae reacted by transitional forms; the cited species are as clear-cut as ever, not only in their key characters but even more in their habitat requirements.

Many similar lines of transitional conditions occupied by non-transitional representatives in the large South Brazilian genera confirm the above statement: *Eryngium*, *Baccharis*, *Vernonia*, *Eupatorium*, *Panicum*, *Paspalum*, and a dozen more genera behave exactly in the same manner.

As a general conclusion, it should be stated, once for all, that the Species, even under transitional conditions, does not extend its range of aptness indefinitely, blurring all hard and fast distinction. Evidently, there exists an absolute limit that cannot be passed by a given Species, lest formation of a new Species takes place; whether this is performed by direct creation or by evolution, is indifferent for our present purpose.

This may suffice to define the concept of aptness for life which is, as we will see later, the center and the core of the concept of the Species in Plant Evolution.

III. QUANTITY AND QUALITY.

The field of research and discussion where the most heated divergences of opinion are raging for a century and a half, lies on the third level of characters, viz., the small hereditary variations almost every species presents. Lamarck and Darwin thought of them as being of a slow transitional structure. The former imagined the coming into being of a new species as due to the direct influence of the environment, the small acquired variations being stored up and transmitted to each following generation; Darwin added, as the driving force of evolution, the natural selection in the struggle for life. Neo-Darwinism substitutes discrete unites, mutations, for the transitional variability of its master, maintaining selection as the directing force.

There is more in common between the two conflicting theories than their protagonists would concede; in reality, the quintessence of both Lamarckism and Darwinism is exactly the same: the species results from summation of small variations of the third level. According to this conception, the building-up of a species begins from below ascending to ever greater divergences, until the good taxonomist comes describing and naming a well defined new species. Quantity passes into quality. Seen from this angle, Lamarckism, Darwinism, and all other theories based on the principle of summation, shuffling, recombination, selection, are incapable of establishing a workable concept of the Species. First, they presuppose the supposition, that is, evolution of a purely mech-

anic brand and, then, waste their time in desperate attempts to accommodate their concept of the Species to what they want. From the standpoint of clean thinking, this a truly preposterous method. Tell me first what a Species is, and then propose your arguments for or against Evolution, for or against this or that theory how Evolution may have eventuated. Until this be done, it seems to me an involuntary joke of History that, in our days, Lamarckism has been branded as the death of a science behind the iron curtain, whilst neo-Darwinism is proclaimed the biological creed of western democracy.

However, this chapter is not meant in a polemic mood; it has nothing to do with Evolution itself. My thesis sounds as follows: If there be an Evolution — I am not an opponent to Evolution as such — let us first come to an agreement as to what evolves into what; and this basic requirement can be reached at under one only condition: *we must keep the concept of the Species free from any evolutionistic contamination.*

Before progressing further, let us remember the fact stated in the foregoing chapter: On the second level, the plant always reacts in a discrete manner independently of the environmental conditions being discrete or transitional. Each and every species, no matter how wide its range of aptness may be, has its hard and fast circle of existence. Within this periphery, it manages to survive either by its inborn elasticity, or by its variants more or less apt to cope with the transitional habitat. All variants, no matter for our present scope whether transitional or discrete, lie within the same category of more-or-less. Summing together all characters observed within the circle of variability in *Achyrocline satureioides*, *Zornia diphylla*, *Halimium brasiliense*, *Passiflora foetida*, and sixhundred and sixty six other difficult species, you will obtain, not a new character of the second level, but a more or less average of the species' general aptness for life; and imagining the different trends of variability continued in an indefinite way, combined in a thousand of hybrids, modified by dozens of new mutations and polyploids, the whole of it selected by the most diverse agents — you never will be able to blast a way out of the iron circle that binds together the Species' specific aptness for life.

Like in all other erroneous trends of modern Natural Science, there is a philosophical error underlying the gigantic card-house of hypotheses and theories. *Quantity never can be transformed into quality* lest the whole hierarchical structure of the Cosmos comes to fall and ruin. This is, consequently, the ultimate reason why the current theories cannot come to a concept of the Species of universal value; why the definitions of the Species must needs be biassed and weakened by a subjective element; and why the

evolutionistic way of thinking in the treatment of the problem of the Species finally leads to the destruction of the concept. Like the Species, the whole system has lost the character of an hierarchical order of qualities, being transformed into a selected sum of quantities.

Now, the whole of the characters of the third level can be comprehended under the heading of variations on the same motive within the same circle of aptness for life. Even in the case all mutations — the raw material of neo-Darwinistic evolution — were viable and of a positive nature, this would not change the fundamental fact that they never pass beyond the periphery of their level. To speak of new species arisen from natural polyploidy, or artificial species obtained by crossing, is nothing else but a nominalistic play with non-exactly defined concepts; and, insofar as the species obtained in this way are used and abused as arguments for evolution, the whole deserves the qualification of an irresponsible procedure.

In the end, the problem may be condensed as follows: What is the answer of Nature itself to the question whether the variants of the third level, whatever may be their ultimate biological meaning, are the building stones of the Species, or rather the product of the unfolding of the Species; if not, as it seems to be suggested by the very high rate of indifferent, unviable and even deleterious mutations, the decay of the Species? In other words: Is the Species built up from below, or is the third level nothing else but a secondary diversification of the pattern of aptness for life of the second?

First and foremost, no really functioning new organ, or the transformation of an old one to a new specific function, has ever been observed in the hundreds of thousands of experiments that have been conducted in this sense. What the directed selection exercised by man during many thousands of years on the cultivated plants, and the artificial production of new mutants by experimental genetics of recent years, have put into light, is simply this: First, the third level has, in a great many species, an astonishingly wide range of variability; secondly, this same range never goes beyond a very definite limit, precisely the limit of the specific aptness for life of the second level; thirdly, the more the amount of variants of a given species increases, the less each of them individually taken partakes of the vital elasticity of the original type. This latter statement is so much so that many of the variants obtained by man's influence belong to the category of down-right monsters incapable of life without artificial cultivation; and that at least nine out of ten artificially produced mutations are severely curtailed as to their viability, if not doomed to perish.

In other terms, what Nature really demonstrates before our eyes is, in no case, the summing up of variants on the third level finally ending in a new, viable and vigorous unit, but, on the contrary, an increasing atomization of the Species conducting in many cases, especially under artificial conditions, to partial or complete failure.

Thus, independently of any theory on the genetic structure of the variability on the third level, we reach the safe conclusion that the Species, far from being built up from below, is liable to undergo a more or less wide unfolding of its inborn potentialities, which process may eventuate into a secondary broadening of its aptness in some cases, be indifferent in others, and harmful in its last atomization, especially when forced by unnatural agents.

As a logical consequence, the third level is useless for the definition of an universally valid concept of the Species. Quality never can be integrated by quantity; what each of the variants individually taken does not possess, cannot emerge from the sum total of all taken together.

IV. THE DEFINITION OF THE SPECIES.

Considering the Species as a natural unit with the same aptness for life, endowed or not with variants, we necessarily imply the presence of specific organs. It need no proof that the specific organs of those Species that live under discrete physical conditions, are easy to detect and extremely practical for drawing an hard and fast line of distinction against all other Species with the same historic level; in *Eichhornia crassipes*, the specific organs are the roots and the buoys of the petioles; in *Tillandsia usneoides*, the fixing and food-gathering stems.

In most cases, however, conditions are not discrete but transitional; moreover, it is very difficult, from observation alone, to find and conveniently describe the special organs that enable a Species to be apt for this or that environment. There exists one only living Species whose inner structure we know from within, namely Man himself; all Species other than Man we must define from without.

So, apparently, the practical applicability of the here proposed definition of the Species soon comes to dead point, and we should discard the present attempt as an academical speculation were it not for two facts that render the way practicable.

In the first place, many, perhaps the majority, of all Species, can easily be defined on the very first level. Take, for instance, the series of Mimosaec cited above: although inhabitants of a transitional set of environmental factors, and notwithstanding their belonging to the same taxonomic subdivision, each of them has so many and so distinct characters beyond all relationship to their specific aptness for life that no botanist even ignoring their habitats would hesitate in considering them good species. The same may be said of all isolated Species, of all "aberrant" Species of otherwise rather uniform genera, and of many "key" subdivisions of more or less artificial genera.

Secondly, where there is identity on the first level, as it obtains, for instance, in part of the series Caulopterae of the genus Baccharis, the contradictory extremes in the habitat, provided one knows the plant in its natural niche, in most cases furnish a sure means to distinguish them. Baccharis trimera (Less.) DC. and a host of variants grow on dry open campo exclusively; B. villosa Heer, also followed by variants, is found in swamps exclusively; notwithstanding their identity on the first level and their rather slight differences on the second, they must be considered as true species, because no plant apt to live on dry soil parched by the tropical sun will ever be able to flourish in a perennial Sphagnumi swamp.

The difficulty begins where there is identity of the first level combined with less striking difference of the habitat. To mention again the Caulopterae: C. trimera (Less.) DC., B. crispa Spreng., B. stenocephala Bak., all on dry open campos, certainly are variants of the same Species; on the other hand, M. microcephala, B. pentaptera, B. sagittalis, also identical with B. trimera on the first level and certainly no more than variants compared to each another, occur on wet, peaty to swampy marshes with a soil of an high degree of acidity; is this circumstance sufficient for establishing a specifically distinct aptness for life?

Fortunately, even in a large flora like that of South Brazil (about 5,000 native phanerogams) such cases are relatively seldom; as we shall see in the following chapter, either the characters of the first level, or the aptness for life on the second are so well defined that distinction is practicable. It may be stressed in passing that plant ecology and plant physiology will prove paramount in a more thorough foundation of the present theory of the Species, much more important than genetics, crossings and chromosome counting. All species of Baccharis hitherto examined have 18 chromosomes! A plant is a living being, not a machine of chromosomes and genes.

Summing up: Practically, the here proposed method leads to reliable results in all cases where there is a marked difference on the first level; in all cases where there is identity on the first level together with discrete aptness for life on the second; and in all cases where there is identity on the first level combined with extreme conditions of the habitat. These three criteria encompass more than 90% of the descriptive species of a large flora like that of southernmost Brazil. The remaining percentage may be left aside as doubtful until a more painstaking ecology may clear it up. In this way, the Species may be defined as a unit endowed with a distinct and unique aptness for life. In this concise formulation, the first level is omitted because it is a necessary supposition; and the third level is superfluous, because it is not always present and, if present, contributes nothing to the essence of the concept.

By thus defining the Species, I do not mean to substitute it for the current usage of the good taxonomists. They may go on describing and naming their units, either as species, subspecies, or varieties. The only thing I should stress is that, for all deductions and generalizations, the term Species must be severely restricted to the second level, that is, to those characters that are decur- rent from the specific aptness for life of a given unit.

This is particularly valid and necessary in all speculations about the evolution of the Species. One of the greatest obstacles that hamper and even render unfruitful the whole field of evolutionistic research is found in the deeply rooted error as if the origin of new Species were a process ascending from below, by summation of small differences until, successively, the levels of Species, Genus, Family, and the higher units of the system are reached. The very structure of the Species speaks against this petted idea.

It should be time, in this connection, to call attention to the profound differences between the three levels of characters. The meaning of the Level, is, in terms of classic philosophy, not univocous but analogous.

The first level has, per se speaking, no necessary relationship to the plant's present and specific aptness for life; it consists of characters inherited from the past — how and why is not the question here — that are found, more or less pronouncedly — in many other related species or genera with a completely different aptness for life on the second level. Although in many cases, for instance in the Pontederaceae, the general relations to the water is a family character, in other no less natural groups, like the genus Baccharis, the range of existence extends from one extreme to the other. The general aptness for a more or less wide field of

external conditions belongs to the historic heritage of the first level; it is a necessary condition, no the cause, of the specific aptness for life on the second level.

The second level is a concrete eventuation of the first. Again, the individualization of the Species comes from above. The characters of the first level cannot exist in as abstract vacuum; therefore, the relationship between the two levels is a necessary one. It may be added in parentheses that the apparent contradiction of monotypic genera is fully justified by this fact.

Radically different is the relationship of the third level to the second. Whilst the first and the second level are bonded together in the concrete reality of life, the third level may be narrow or broad, present or absent, useful or indifferent, viable or lethal; in one word, no necessary tie can be discovered between the third and second level. This means nothing else but that a Species can exist without the third level, which, in turn, is the same as to say that it cannot take its origin by any kind of summation of facultative variants.

In the light of these facts, the current species concept of the evolutionists stems, in its last and more or less subconscious roots, from three ultimate mistakes: first, that the characters of a species are taken globally; secondly, that the three levels are equivalent; thirdly, that Evolution proceeds from below through small steps to ever higher degrees of distinction and "perfection".

There is no wonder that of such an amass of erroneous suppositions no usable concept of the Species can arise. By pressing the concept of the Species into the Procrustean bed of pre-established postulates; by rejecting the fundamental philosophical concept of analogy; and by narrowing down the angle of view to a poor and fleshless mechanistic scheme: Darwinists as well as Lamarckists are well on the way which leads the Species concept ad absurdum.

It may be permitted, in this connection, to dwell for some moments on a very significant historical fact. *Liné and the pre-evolutionistic taxonomists have come much nearer to truth than the new systematics based on genetical researches.* Their classical nomenclature intuitively expresses, at least in a general way, the real essence of the Species. The genus represents the first level; the species, the second; the variety, the third. Evidently, I dare not say that their units, always or mostly, coincide with the entities defined in this study; what I would stress is that their fundamental conception is true.

The same holds good for the modern taxonomists. Although they lay, as it can hardly be otherwise, the main emphasis on glob-

al description, most of their species are defined on the first and the second level.

Their divergences rotate around the small variants of the third level which, when constant and capable of descriptive definition, are listed as species by the splitters, as varieties by the lumpers.

The instinctive intuition that underlies the Linnean nomenclature and, practically, the whole system as we have it today is the reason why the old Species concept has victoriously withstood all dissolving tendencies and massed attacks of the new systematics.

In my mind, it expresses, at least in its general outlines, a fundamental fact in Nature: but it would gain a much more stable backbone and a much more precise meaning if the main accent were shifted from mere description to the specific aptness for life.

If this be so, we must return to the sound way the fathers of taxonomy intuitively took. The observation of the living plant in its natural habitat must be restored to its paramount significance. The flaws of this method, mainly the routine describing and naming of dead herbarium material without reference to the home environment of the specimens, must and can be overcome by careful and painstaking interpretation of the characters in terms of their three levels.

Everybody has an inborn right to submit current theories, even proclaimed as sacred and taboo, to an honest criticism; but, in turn, everybody has an inborn duty to recognize the immense merits of genetics inasmuch as provinces of biology other than evolution are involved. What the genetically minded neo-Darwinism has demonstrated is the structure of the third level; any extrapolation as to the concept of the Species is essentially invalid.

Therefore, all protagonists of a mechanistic concept of the Species may console themselves with the example of the biblical Saul: Saul went out to seek his father's asses, and he found the kingdom of Israel. What Lamarck and their followers used as a tool, namely their Species concept, was a very poor device indeed; but what they found along the way, was a gigantic enrichment of our knowledge of Nature.

V. THE SPECIES IN TAXONOMY.

In the preceding chapters, several isolated Species or small groups have been examined by way of exemplification; let us now

proceed to the analysis of some larger genera in order to see whether the here propounded concept of the Species deserves attention in practical taxonomy. In so doing, I am entirely free of the illusion as if the distinction of all Species on the base of their aptness for life were an easy task; on the contrary, it poses, in many cases, very severe challenges to the sagacity of the student. Whatever may be the degree of certainty reached at in this first approach, it is really surprising that neither taxonomists nor evolutionists ever gave serious attention to the possibilities hidden in this method.

As a paradigm, I select the genus *Baccharis* comprising about 500 purely American species, of which 200 are Brazilian; the flora of Rio Grande do Sul numbers around 100 species, of which 1297 collections are present in my herbarium, totalling 88 species, 77 determined, 11 undetermined.

Baccharis is a well defined genus of dioecious shrubs, half-shrubs, and some few more or less herbaceous plants. The heads and flowers although useful for the distinction of some descriptive species, are of so uniform a structure that they do not favor our present purpose; so the main emphasis must be laid on the vegetative characters. As *Baccharis* is found in all habitats: swamps, marshes, dry campos, sandy fields, thickets, and forests, the genus presents an almost ideal subject for an overall record of specific behaviour on the second level.

In the following survey, for lack of a better subdivision, I use the series of Baker, Flora Brasiliensis, 6, 3 (1882); although they are recognizedly of a primary key character for practical purposes, they must be considered, to a large extent, as natural subdivisions testifying to the intuitive flair of pre-evolutionistic taxonomists.

Chulopteræ. — This series, comprising 13 Riograndean descriptive species, is characterized by its winged stems and reduced or absent leaves. With reference to their habitat, they may be distributed as follows:

a. *Swamps, more or less open, and peat bogs.*

This habitat, which is found in the fog belt of the eastern rim of the highlands and, more rarely, in the lowlands and near the sea coast, is characterized by its superabundance of humidity and its highly acid soil (pH 4.5); there are 2 species of the *Caulopterae* restricted to this environment:

B. villosa Heer., with three-winged stems, reduced but always present leaves, and abundant sub-villous indument. First level: undoubtedly the same as in *B. trimeræ* (Less.) DC. to be cited

below; second level: specific aptness for life in a superabundant supply of water, which fact, however, is not clearly expressed by any special organ; third level: an apparently undescribed variant near the northeastern sea coast with more slender habit, better evolved leaves and only negligible traces of indument.

B. polyptera DC., a tall half-woody shrub in bushy swamps of the northeastern highlands: wings very narrow, to almost imperceptible; leaves slightly reduced to almost normal; indument dense, short and coarse. First level: no Riograndean species comparable; second level: aptness for life exclusive for the cited habitat; third level: no variants known (one only collection!)

b. *Wet marshes.* — They participate, in a remarkable degree, of the physical conditions of the Sphagnum swamps and peat bogs which they surround along the eastern rim of the highlands: the closed grass carpet, and the severe droughts occasionally transforming the black peaty soil into dry dust, are the main differences. There exist 3 species which evidently are variants of the same second level. First level: the same as in *B. trimeræ*; second level: marshy meadows with an high degree of acidity, occasionally drying up; third level with 3 variants:

B. microcephala (Less.) DC.: plant very small and poor; rudimentary leaves absent; heads small.

B. pentaptera (Less.) DC.: wings very narrow; leaves always present near the base of the stem; stems coarse and up to 50 cm high; middle-sized heads clustered at the top.

B. sagittalis (Less.) DC.: stems 50 cm high and more; branching abundant; rudimentary leaves frequent in the region of the inflorescence; heads clustered at the tops of abundant secondary branches.

c. *Swampy thickets.* — They generally occupy the edge of the wet Araucaria forests on the northeastern highlands; the ecological difference is here brought about by the accompanying vegetation of shrubs, middle-sized trees, and a more or less closed forest. First level: differing from the *B. trimeræ* type only by its relatively enormous proportions the shrubs attaining 3 to 4 meters and reclining on the surrounding vegetation; this seems not sufficient for establishing a separate first level; second level: aptness for life which is specifically different from all others shown by the *Caulopterae*; third level: 2 well defined descriptive species:

B. trimeroïdes Malme: rudimentary leaves always present, small at the flowering branches, large but of a rather inconstant shape at the sterile ones; inflorescence poorly branched; heads medium-sized.

B. milleflora (Less.) DC.: all leaves much reduced; inflorescence abundantly branched; heads small.

d. *Dry, open steppe (campo)*. — This environment encompasses most of the South Brazilian grasslands. Although rainfall is abundant (between 1000 and 2000 mm) and more or less equally distributed during the year, there occur non-periodic droughts that may destroy the aerial organs of most plants. First level: 2 evidently different historic heritages:

B. articulata (Lam.) Pers.: 2 wings only, incisions between them opposite; a tall, coarse shrub; branching dense, besom-like; second level: shrubby campos to more or less closed secondary growth (Baccharis stage in the successional reoccupation of exhausted farmland); third level: a great variety of forms mainly differing in the breadth and length of the wings, some of which have been given specific names, for instance, *B. gaudichaudiana* DC.

B. trimera (Less.) DC.: the typical representative of the Caulopterae; first level: wings 3, overlapping; stems below 50 cm, scarcely branched; second level: very dry, open grassy campos; third level: 5 variants:

B. trimera (Less.) DC.: broad wings, absence of any rudimentary leaves.

B. crispa Spreng.: curled wings with a glaucous hue, often in evident transition to *B. trimera*.

B. junciformis DC. var. *triptera* Bak.: very long wings, some rudimentary leaves.

B. cylindrica DC.: glaucous hue, small heads.

B. stenocephala Bak.: wings very long and narrow, rudimentary leaves present, heads comparatively large.

e. *Forests* — The subtropical rain forests of Rio Grande do Sul are entirely deprived of the Caulopterae; the Araucaria forests of the northeastern highlands here in mind have more or less the same ecological conditions as the swampy thickets cited above; as the following species to be mentioned is present in only four ecologically not too well ubiquitous collections, it would, probably, be more advisable to give it the same habitat as *B. milleflora*.

B. phytumoides (Less.) DC.: First level: nothing in common with any other Riograndean species of the Caulopterae; very small wings at the branches of the inflorescence only, reduced to mere obliterate lines along the stems; leaves almost normal but strikingly inconsistent in size; second level: wet thickets to forests in which it is reclined by means of its spreading major branches (Spreizklimmer).

Cuneatae. — The whole series is characterized by its neatly cuneate leaves, and may be a rather natural group. Small woody

shrubs with xylopodium, and half-high shrubs in rocky places and secondary growth, are the most important life forms.

As to the natural environment, one only species is found on marshy meadows to deep Sphagnum swamps; all other inhabit the driest niches on open to slightly shrubby campos.

a. *Marshy campos*. — The characters of this habitat are the same as cited for the *B. microcephala* group of the Caulopterae; as it is not infrequent in that series, the only species occurs on the highlands as well as near the sea coast; this species is:

B. illinita DC.: First level: sturdy rootstock (in curious contradiction to its wet habitat), dense bunch of woody short stems, roundish cuneate leaves; second level: no visible relationship between the environment and the characters which are descriptively undistinguishable from those of a "dry" species; third level: a great variability in the shape and the size of the leaves, but no hard and fast distinctions.

b. *Dry open campos*. — This environment is particularly frequent on the granitic hills near Porto Alegre where all of the following descriptive species may be collected within a few hectares of campo. First level: the same as in *B. illinita*; second level: very dry places, generally on a thin layer of rather poor soil, exposed to parching sun, droughts, and occasional fires; third level: leaves, under preservation of their more or less cuneate shape, extremely variable, escaping from any attempt to define their exact form, sometimes strikingly discordant at one and the same specimen; heads of varying size and disposition along the branches; of the inflorescence: number of flowers per head varying in a wide margin and, therefore, useless as a key character; summing up, no character taken by itself or in combination with others remains constant. In many cases, determination within the traditional descriptions is readily done, but more often than not a specimen wavers between two, three, and more names. In my opinion, *B. deltoidea* Bak., *B. pentodonta* Malme, *B. paucifloscula* DC., *B. tridentata* Vahl, *B. rotundifolia* Spreng., *B. subcapitata* Gardn., *B. cultrata* Baker, *B. brevitifolia* DC., *B. sessiliflora* Vahl, are nothing else but variants of one only polymorphous species.

c. *Dry thickets to secondary growth*. — The natural environment is less dry than the foregoing, favoring half-high shrubs to dense thickets. As the Riograndean species inhabiting these niches are mostly well distinct on the first level, I adopt this criterion here:

B. caprarifolia DC. and *B. praemorsa* Hier.: First level: slender shrub, scarcely branched, covered with sparse white hairs;

second level: dry to half-wet bushy campos, and secondary growth in the Baccharis stage; third level:

B. praemorsa: cuneate and dentate leaves varying on the same specimen to oblong and roundish.

B. caprifoliola: leaves oblong to cuneate on the same specimen.

The two descriptive units are but weakly defined variants of the same Species.

B. retusa DC.: First level: woody shrub up to 1,5 meters high; leaves cuneate to oblong, dentate to more or less smooth, on the same plant; second level: very dry rocky places; third level: no variants known.

B. hirta DC.: First level: erect shrub, very coarse, leaves oblong to cuneate, dentate; no other Rio-grandean species comparable; second level: very dry rocky and shrubby campos; third level: no variants known.

B. incisa Hook. et Arn.: very characteristic slender shrub up to 2 meters high, shortly but abundantly branched in the upper third of the stem, leaves cuneate and very deeply incised; no other Rio-grandean species comparable; second level: dry open to somewhat shrubby campos and secondary growth; third level: no variants known.

B. subopposita DC.: First level: shrub 2,5 meters high, in many points very similar to the *B. dracunculifolia* group of the following series to which it may more naturally belong; no species of the Cuneteae comparable; second level: dry, shrubby campos, and secondary growth; third level: leaves very variable but not enough for establishing clearly defined variants.

B. subincisa Heer. et Dusén. — The status of this species is not clear; it may belong rather to the *Oblongifoliae* than to the Cuneteae; in any case, different on the first level from all other species; second level: swampy thickets of the highlands and near the sea coast; third level: no variants known.

Angustifoliae. — This series is a very artificial one and, therefore, it may be preferable to handle the species according to their natural similarity rather than to their specific habitat; most of the groups are at first glance different on the first level. The first two groups show a definite relationship to the Cuneteae.

B. rufescens Spreng. and *B. tenuifolia* DC.: First level: low woody shrubs, very densely branched, sturdy rootstock, long narrow linear leaves; second level: very dry, open campos in company with the *B. deltoidea* group of the Cuneteae; third level:

B. rufescens: relatively broad leaves, long cuneate, to linear, irregularly dentate or smooth on the same specimen.

B. tenuifolia: leaves extremely narrow (1-2 mm) generally without any trace of marginal dentation.

B. dracunculifolia DC., *B. meridionalis* Heer. et Dus., *B. Sebastianopolitana* Bak., *B. semiserata* Bak.: First level: tall shrubs, leaves subcuneate to oblong or linear, irregularly and sparsely toothed or smooth; second level: dry to half-dry thickets of the campos, especially frequent in the Baccharis stage of secondary growth where *B. dracunculifolia* is the dominant species; third level:

Baccharis *dracunculifolia*, notwithstanding the extreme variability of the leaves, may always be recognized by its racemose inflorescences; the other three species have their heads more or less clustered at the tops of short branches; whether there exists a real descriptive difference between them, nobody can tell.

B. megapotaonica Spreng., *B. weinii* Bak.; low, densely branched, half-woody shrubs; leaves narrow, linear; second level: edge of Sphagnum swamps, peat bogs, marshes; third level:

B. megapotaonica: leaves sparse, irregularly spreading, relatively broader and more herbaceous.

B. weinii: leaves extremely narrow, dense, stiff, reverse.

B. puberula DC., and *B. palustris* Heer.: First level: slender, half-woody shrubs, leaves linear, hairness short, dense coarse; heads very small and abundant; second level:

B. puberula: very dry, grassy, rocky campos; third level: no variants.

B. palustris: shrubby swamps; third level: no distinguishable variants.

B. coriifolia DC.: First level: Although similar to the foregoing type, very distinct by a sturdy rootstock from which arises a bunch of slender, loosely branched stems; second level: dry campos; third level: no variants known.

B. hypericifolia Bak.: First level: slender woody shrub similar to the preceding species by its inflorescence and heads but with entirely different leaves, which are subcordate, appressed, pointed and very stiff; there is no other species comparable; second level: marshy to half-dry campos; third level: no variants known (one only collection).

B. erigeroides DC.: First level: Half-herbaceous shrub with long linear leaves, not comparable to any other species; second level: wet to half-dry campos; third level: no variants known.

B. serrulata Pers, *B. pingraea* DC.: First level: herbaceous, up to 1.5 meter high, very long linear leaves, branching in the inflorescence only; second level: moderately wet places, sometimes of weedlike dispersion on cultivated soil, the only *Baccharis* of this kind; third level: The two species, although well differentiated in extreme specimens, are probably nothing but habitat forms; in any case, for my purpose here, they are one and the same species.

B. arenaria Bak.: Relatively tall and stout half-woody shrub up to 2 meters high; leaves long, narrow, linear; no relation to any other Riograndean species; second level: sandy edges of running water; third level: no variants known.

B. spicata (Lam.) Baill.: First level: besomlike shrub up to 3 meters high; leaves long, linear to cuneate, irregularly toothed; relationship to the *Cuneata* evident; leaves at the stem and the base of the branches opposite, in the region of the inflorescence alternate; no other Riograndean species comparable; second level: swamps, marshes and wet thickets; third level: very variable but without well defined forms. By its appearance, *B. spicata* like *B. illinita*, suggests a dry habitat. There are many other examples of this category in which the external organs are seemingly in contradiction with the environment. This is the main reason why the definition of the Species should not be primarily taken from the external description but from its factual aphesis for life.

B. ligustrina DC.: First level: half-woody shrub, up to 3 meters high; leaves very long, oblanceolate to linear, with a ferruginous hue below; no other Riograndean species comparable; second level: wet and open Araucaria forests; third level: no variants known.

Discolors. — This is another heterogeneous group loosely held together by the white indument on the under surface of the leaves; some natural groups may be singled out:

B. helichrysoides DC., *B. leucocephala* Dusén: First level: tall herbaceous shrubs up to 2 meters high; stems covered with white silky hairs; leaves deltoid, more or less embracing the stem, white beneath; heads uncommonly large. Second level:

B. helichrysoides DC.: dry campos thickets, especially frequent in secondary growth; third level: no variants known.

B. leucocephala Duén.: swampy thickets on highly acid soil.

B. leucopappa DC., *B. gnaphalioides* Spreng., *B. gibbertii*

Bak., *B. psammophila* Malme: First level: although similar to the foregoing group, they have undoubtedly a different historic heritage; stems ascending to upright, no more than 50 cm high, leafless in its upper third and with a cluster of relatively large heads at the top; leaves dense, short, stiff, linear to cordate, margins recurved; second level: half-dry campos to marshes and swampy thickets; third level:

B. leucopappa: leaves linear, scales on the stalk of the inflorescence deltoid.

B. gnaphalioides: leaves longer, scales linear.

B. psammophila: leaves and scales short, ovate, subcordate; indument with a ferruginous hue.

B. gibbertii: leaves oblong, somewhat irregular in shape, obliterated at the lower part of the stem, inflorescence more branched.

Although these four descriptive units can be told from one another without much hesitation, they appertain, undoubtedly, to one and the same Species.

B. artemisioides Hook. et Arn., *B. ochracea* Spreng.: First level: tall and abundantly branched half-shrubs; indument short, dense, grayish-rusty; leaves very small, linear, curved and reversed; heads very small and abundant; second level: dry, more or less bushy, campos; third level: it may be possible to distinguish the two descriptive species on the base of some constant character; I found none.

B. elaeagnoides Steud., *B. calvescens* DC.: First level: tall shrubs to small trees; leaves long, lanceolate to linear, more or less white beneath; indument at the youngest branches only; heads in clusters on short leafless branches. Second level: edge of the forest and, especially, second growth in the *Baccharis* stage where *B. elaeagnoides* substitutes *B. dracunculifolia* on the highlands. Third level: as there is one only specimen of *B. calvescens* in my herbarium, being moreover doubtfully determined, I would not decide whether the differences are sufficient for establishing two constant descriptive units.

B. milleri Bak.: First level: Woody shrub with very stiff, lanceolate leaves with curled sparse hairs beneath, and shining surface above; no other Riograndean species comparable. Second and third level unknown.

B. tarchonanthoides DC.: First level: woody shrub; younger branches and leaves beneath with a short, grayish-white indument;

leaves oblanceolate, stiff; inflorescence with leaves reduced to small scales; heads relatively small; different from all other known species. Second and third level not observed (Paraná).

B. uncinella DC., *B. discolor* DC. — First level: woody shrubs, densely branched, habit of *Erica* arborea; leaves elliptic to linear, short, stiff, margins recurved. Second level: wet to half-dry thickets and edges of the Araucaria forests, especially frequent in forest destroyed by logging or fire, and along roads. Third level: the only more or less constant difference seems to be that the leaves of *B. uncinella* are narrower, with more reversed margins and more reflexed position than those of *B. discolor*: in any case, they belong to the same Species; the same may be said of *B. entoclada* DC., of which one only deficient specimen exists in my herbarium.

B. bakeri Heer. — First level: by its general characters, it stands between the *B. artemisioides* and the *B. leucopappa* group, but with strong reminiscences of *B. uncinella*; no other Rio-grandean species comparable. Second level: dry, shrubby campos. Third level: variants unknown.

Oblongifoliae. — This is another heterogeneous group; most of the Species can easily be recognized on the first level.

B. oxydonta DC., *B. melastomifolia* Hook. et Arn. — First level: half-woody shrubs; leaves three-nerved, lanceolate to oblong, margins acutely toothed. Second level:

B. oxydonta: half-climber at the edge and the glades of the forest; third level not observed.

B. melastomifolia: upright shrub in thickets and, more especially, in secondary growth; third level not known.

The two species are so similar that, from herbarium specimens, they have been often confused; but their radically distinct aptness for life permits of no doubt as to their separate specific status.

B. schultzei Bak. — First level: erect shrub to small tree; leaves oblong to lanceolate, long acuminate, papyraceous; heads in clusters hidden between slightly reduced leaves; at first sight different from all other Rio-grandean species. Second level: wet to swampy thickets on the highlands, open Araucaria forests. Third level not observed. Perhaps *B. internixia* Gardn., present to me in one only deficient specimen from the highlands of Sta. Catarina, is nothing else but a variant of the same type.

B. curtipetasis Heer. et Dus. — First level: small, upright, woody shrub; leaves strongly reticulate beneath; indument short, with a rusty hue; heads at the end of short branches at the top of the stem; no Rio-grandean species comparable. Second level: dry, open campos. Third level: variants unknown (one only collection from Paraná).

B. daphnoides Hook. et Arn. — First level: tall shrub to small tree; leaves broadly obovate-cuneate to elliptic, leathery, with thickened, smooth, recurved margins; female heads with pappus up to 2 cm long; absolutely distinct from all other Rio-grandean species. Second level: dense thickets in the swamps near the sea coast. Third level: no variants known.

B. conyzoides (Less.) DC. — First level: herbaceous half-shrub, half-prostrate to ascending or entirely erect; leaves broad elliptic to oblong. Second level: marshy meadows, swampy thickets, swamps. Third level: very variable in habit, but no constant variants observed.

B. lateralis Bak. — First level: sturdy shrub with a very dense canopy of branches and leaves; leaves only at the upper half of the last branchings, elliptic to cuneate, regularly toothed; heads small, between the lower leaves; not other species comparable. Second level: Fog belt of the eastern rim of the highlands. Third level: no variants known.

B. organensis Bak.: First level: half-climber; leaves trinerved, oblong, without any indument; heads small in a large inflorescence; no other Rio-grandean species comparable. Second level: wet Araucaria forests on the northeastern highlands. Third level: no variants known.

B. anomala DC.: First level: half-woody shrub; leaves ovate to lanceolate, acuminate, like the whole plant covered with a dense, ferruginous indument; inflorescences at the top of small lateral branches with reduced, scale-like leaves; no other Rio-grandean species comparable. Second level: edge of the forest where it is the most common half-climber. Third level: no variants known.

B. trinervis (Lam.) Pers. — First level: long slender shrub, somewhat more woody than the foregoing, without any indument; leaves trinerved, lanceolate, long acuminate. Second level: half-climber in the interior of the rain forest, the only species of the genus found in this habitat.

From this analysis it follows that in Baccharis:

Out of 75 descriptive species, 46 (67%) are true Species in the sense I here understand the term; and 29 (33%) are variants of the third level.

Out of these 46 Species, 36 (80%) can be recognized in practical taxonomy on the first level, without taking recourse to the second; 10 (20%) have been defined through their characters of the second level.

It goes without saying that the Species determinable on the first level have their second level too; but, for practical purpose, it is not necessary to recur to it.

This is the reason why, in about two thirds of all cases, the good taxonomists intuitively are in accordance with the here proclaimed principle of Species distinction.

The main difference comes from the evaluation of the characters of the third level.

Leandra. — This genus reaches down to Rio Grande do Sul with no less than 22 descriptive species which are, except for one only species, restricted to the eastern half of the State and, more especially, to the Araucaria forests of the highlands; analyzing them along the same lines as we did in Baccharis, I find that the following species can be determined on the first level:

Leandra calvescens (Triana) Cogn., *L. planifoliosa* Brade, *L. camporum* Brade, *L. aurea* (Cham.) Cogn., *L. dasylricha* (A. Gray) Cogn., *L. australis* (Cham.) Cogn., *L. alternervia* Cogn., *L. erostrata* (DC.) Cogn., *L. eriocalyx* Cogn., *L. variabilis* Raddi, *L. paulina* (Schrank et Mart.) Cogn., *L. oligochaeta* (Cham.) Cogn. = 12 Species.

The following 3 groups of species are identical on the first and the second level and, in my opinion, belong to one and the same species each:

L. circumscissa Cogn., *L. viridiflava* Brade, *L. neurotricha* Cogn., *L. opaca* Brade, *L. lutea* Cogn.
L. purpurascens (DC.) Cogn., *L. laxa* Cogn., *L. ramboi* Brade.

L. baldunii Brade, *L. navicularis* Brade.

Thus, out of 22 descriptive species, 15 (70%) are true Species in my sense.

Eryngium. — Out of more than 30 Riograndean species, 24 are present in my herbarium; owing to their well defined habitats, they may be subdivided as follows:

Open swamps and peat bogs: *E. pandanifolium* Cham. et

Schl., *E. chamissonis* Urban, *E. urbanianum* Wolff, *E. floribundum* Cham. et Schl.: the same second level, but at first sight different on the first level; third level, if present, negligible.

Marshy meadows, wet places in general: *Eryngium ramboianum* Constance, *E. foetidum* L., *E. ebracteatum* Lam., *E. zosterifolium* Wolff, *E. canaliculatum* Cham., *E. paraguayense* Urban, *E. junceum* Cham. et Schl.: more or less the same second level, evident difference on the first; third level not observed.

Rocky places, temporarily very wet: *E. eriophorum* Cham. et Schl., *E. megapotaemicum* Malme: more or less the same second level, entirely different on the first; no seizable third level.

Dry campos: *E. echinatum* Urb., *E. nudicaule* L.: identical on the first and second level, good descriptive difference on the third.

The same qualification obtains for the following groups:

E. ciliatum Cham. et Schl., *E. elegans* Cham. et Schl., *E. sanguisorba* Cham. et Schl.

E. prists Cham. et Schl., *E. scirpinum* Cham.

The group: *E. eburneum* Dene, *E. horridum* Malme, *E. balanse* Wolff is also identical on the first and second level, but variable on the third; Linné, and Urban in Flora Brasiliensis soundly united all variants under one only species: *E. paniculatum*; the subdivision made by Malme and Wolff certainly did not better the situation of this polymorphous group.

Wet forests in the fog belt: *E. ombrophilum* Dus. et Wolf, the only Riograndean species inhabiting shadowy places, is strikingly different from all others in the first and second level; no variants known (2 collections only).

Out of 24 species, 18 (75%) are true species in my sense, all of them easily recognizable on the first level; 6 (25%) are variants on the third level.

Peltunia. — There are 17 Brazilian species present in my herbarium, 15 from Rio Grande do Sul, 2 from Paraná; most of them inhabit the driest campos; where they occur within the fog belt of the north-eastern highlands, they occupy outcropping rocks. Their distribution may be made as follows:

Very dry and sandy habitats (sand fields near the sea coast): *P. thymifolia* Sendt., *P. heterophylla* Sendt.: concordant on the first and second level, hardly distinct on the third.

Open, dry campos:

P. axillaris (Lam.) B. P. S.: different on the first level.

P. violacea Lindl., *P. inflata* R.E. Fr., (*P. ledifolia* Sendt.?): concordant on the first and second level; not well distinct on the third.

P. micrantha R. E. Fr., *P. ericifolia* R. E. Fr.: concordant on the first and second level, neatly distinct on the third (Paraná).

P. caesia Sendtn., (*P. sellowiana* Sendtn.?), *P. sendtneriana* R. E. Fr., (*P. pubescens* (Sprng.) R. E. Fr.?), *P. calycina* Sendtn.: concordant on the first and second level, more or less distinguishable on the third.

Petunia excellens R. E. Fr.: well defined in the second level (erect shrub on rocky, somewhat bushy places, up to 1 meter high); a white-flowered variant on the third.

P. variabilis R. E. Fr.: half-herbaceous plant, generally in dry, sandy places; nearly related to the foregoing; probably distinct on the first level.

Rock outcrops in the fog belt:

P. rupestris Dusén, *P. paranensis* Dusén: concordant on the first and second level (prostrate, cushion-forming plants); more or less distinct on the third.

Thus, out of 17, 8 (43%) are true Species, and 9 (57%) are variants on the third level.

Oxypetalum. — Of this genus, 35-40 descriptive species may be found in Rio Grande do Sul, of which I personally know 30. *Oxypetalum* opens a particularly thorny problem for an analysis like the present: besides its manifold relationships to the physical surrounding (dry campos and dry thickets to shrubby swamps, and forests), there is, like in the whole family of the Asclepiadaceae, a special and unique relation to pollinating insects.

But this difficulty is more apparent than real. At the first and perfunctory comparison, one would perhaps be inclined to unite under the same heading some major groups of descriptive species presenting a very similar aptness for life in relation to the physical factors, were it not for the great differences in the structure of the flower.

Even more than in the Orchidaceae, the devices for securing the transport of the pollinia vary in a truly astonishing degree, so much so, that each and every species of the genus *Oxypetalum* can be recognized by a good picture of the flower organs. Although "variations on the same motive", very few of those patterns lie within the limits of more-or-less; even an ingrained adherent of the genetic neo-Darwinism would not dare to derive them from each other.

It is true, we do not know why the flowers of *Oxypetalum* vary so greatly from species to species. Whether it is because each species has a relation to a specific pollinator; or because the extreme diversity is apt to secure pollination by at least this or that visiting insect: this question could only be solved by a large amass

of systematically conducted observations, the very beginning of which lies in the future.

On the other hand, a careful re-examination of the whole genus reveals the surprising fact that all structural differences in the flower organs going beyond the barrier of more-or-less are strictly paralleled by differences in the first level in the vegetative organs; and that differences in the flower not exceeding the third level are in the same corresponding manner united with differences within the third level in the whole plant.

Thus, for the practical purposes here pursued, we can abstract from the unsolved problem of the relationship to the pollinating insects, taking the characters as a whole. With this in mind, the genus *Oxypetalum* can be subdivided into two major groups: erect half-shrubs of the campos, and climbing lianas of the forest.

Erect *Oxypetala*:

O. erectum Mart. et Zucc.: well defined on the first and the second level (wet meadows of the northeastern rim of the highlands; the only erect species in this environment); some variants on the third level.

O. argentinum Malme: extremely well defined on the first and the second level (prostrate to ascending stems on very dry soil); no variants observed.

O. curtiflorum Malme, *O. hilarianum* Fourn., *O. lineare* Dene, *O. martii* Fourn.: inhabitants of dry open campos, well defined on the first level; the same may be said of *O. parviflorum* (Dene) Dene, *O. arnotianum* Buek, and *O. coalitum* Fourn., in spite of their having weak variants on the third level; *O. coalitum* is particularly well characterized, on the first level, by its possessing a rootstock instead of the "nest" roots of the other campos species.

O. confusum Malme, *O. charna* Meyer: identical on the first and second level; slight but constant differences on the third level, not only in the vegetative parts but also in the flower.

O. proboscideum Fourn., *O. joergensenii* Meyer; *O. solanoi* Hook. et Arn., *O. coeruleum* (D. Don) Dene: both these pairs of descriptive species are of the same category as the preceding one.

Lianas: — There is one only pair of descriptive species that presents some more or less defined characters on the third level: *O. nigrescens* Fourn., *O. oliganthum* Malme: all other species are clearly distinct on the first level: *O. parvifolium* Fourn., *O. ruscacum* Dene, *O. macrolepis* (Hook. et Arn.) Dene, *O. mosenii* (Malme) Malme, *O. wightianum* Hook. et Arn., *O. stipitatum* Malme, *O. appendiculatum* Mart. et Zucc., *O. pannosum* Dene, *O. molle* Hook. et Arn., *O. banksii* R. et S.

Thus, of 30 descriptive species, 26 (85%) are true Species in my sense, and 4 (15%) variants on the third level.

Summarizing the 5 genera, we obtain the following result:

Oxypetalum, descriptive	30,	true Species	26	(85%)
Eryngium,	24,		18	(75%)
Leandra,	22,		15	(70%)
Baccharis,	75,		46	(67%)
Petunia,	17,		8	(43%)
	168		113	68%

If this proportion holds true, one fourth to one third of all described species of phanerogams have to be considered as variants on the third level.

CONCLUSION.

The scope of the present study has been to demonstrate that the current concept of the descriptive species is entirely inept for any kind of generalizations; and that the first requirement of any theory on Evolution must be a clearly defined and universally valid concept of the Species. My attempt to a definition of the Species from above and from within, instead of an approach from below and from without, I confess, may be far from final conclusivity; the same may be objected to its use in practical taxonomy. Whatever may be the flaws of the method of the three levels of characters and the essential definition of the true Species on the level of its specific aptness for life, I do not see another way out of the dilemma: On one hand, there is an intuitive conviction as to the reality of the Species; on the other, nobody knows the decisive criterion for its definition.

Nothing has been said of Evolution itself although the present study is intended as a preliminary contribution to it; if the evolutionists reject my definition of the Species as of a strong vitalistic flavor, they may give a better one.

How the Species came into being on their second level, and how the historical heritage on the first level may be explained, I honestly do not know. My only consolation, although a negative one, is that nobody knows essentially more about Evolution; it would, therefore, be the time to smile to each other, as the Roman augurs were summoned to do, at the infinite credulity of our evolution-minded century.

Pôrto Alegre, March 8, 1959.

RESUMO:

Um defeito fundamental das ciências biológicas é a falta de um conceito claramente definido da Espécie; o que vai de baixo deste nome, não passa duma combinação assás arbitrária de elementos objetivos e subjetivos.

Tal situação, embora molesta, poderia ser tolerada, se as ciências biológicas — a botânica no presente caso — fossem apenas descritivas; torna-se, porém, fonte das mais funestas confusões, quando o conceito mal seguro da Espécie é empregado em generalizações, antes de tudo na teoria da Evolução. Na realidade, os evolucionistas, afirmando a evolução de uma espécie em outra, não nos sabem dizer com precisão, que evolue em que.

O presente estudo nada tem que ver com o problema da Evolução como tal; procura apenas, em primeira aproximação, estabelecer um conceito de Espécie que possa servir de instrumento em tais considerações. Para este fim, procede em cinco capítulos:

1. Toda a espécie, numa análise geral, apresenta quatro níveis de caracteres: o nível histórico compreendendo todos aqueles caracteres sistemáticos que nada têm que ver, proximoamente, com a presente aptidão de vida da planta; o nível específico, compreendendo aqueles caracteres que concretamente tornam a planta capaz de viver nestas ou naquelas condições do meio ambiente; o nível das variações hereditárias, que abrange a margem total de elasticidade do nível anterior; e o nível da variabilidade individual, não hereditária, e por isso irrelevante no presente estudo.

2. O primeiro nível, considerado aqui como um simples fato, não interessa de momento; quem decide sobre se duas ou mais entidades, iguais no nível histórico pertencem a uma ou mais Espécies, é sua igual ou diferente aptidão para a vida. Isto é facilmente definido quando as condições externas não admitem transição; mais difícil, porém geralmente praticável, nos casos de transição gradativa. Uma observação geral é que as plantas em qualquer ambiente, transicional ou não, formam unidades não transicionais, precisamente as Espécies.

3. O terceiro nível, no qual se realizam as mutações e a poliploidia, as hibridizações e, em geral, os fenômenos acessíveis à genética, nada tem que ver com a formação e o conceito da Espécie; constitui apenas um desdobramento do segundo nível, muitas vezes útil, outras

indiferente e, especialmente de baixo de causas artificiais, prejudicial ou letal.

4. Assim a Espécie não se pode compreender como surgida de baixo para cima, a partir das pequenas variações do terceiro nível. Na aptidão para um determinado e concreto modo de vida surge um elemento novo que não está contido, nem em cada variação individual do terceiro nível tomada por si só, nem na soma ou combinação de todas elas; em outros termos, quantidade não pode transformar-se em qualidade. Definindo a Espécie por sua qualidade no segundo nível, chegamos a um conceito de universal aplicabilidade. O que interessa, em Evolução, não são as variantes do terceiro nível, mas o surgimento da aptidão específica para a vida; enquanto esta, importando em formação de órgãos novos ou conveniente transformação de antigos, não for explicada, todos os esforços serão baldados.

5. O conceito de Espécie, tal qual aqui foi definido, pode, com vantagem, ser aplicado a uma determinada flora como a rigirandense. Examinando os géneros *Oxyptelium*, *Eryngium*, *Leandra*, *Petunia* e *Baccharis*, somando 108 espécies descritas, encontramos 113 (68%) Espécies no sentido como aqui procurei definir esta unidade sistemática; as restantes 55 (32%) são unidades definidas apenas no terceiro nível. Se uma extrapolação é feita, pode-se admitir que, dentro de qualquer flora fanerogâmica, cerca dum terço de todas as espécies descritas não se presta para generalizações.

Zusammenfassung:

Der grösste Uebelstand in den biologischen Wissenschaften ist der Mangel eines scharf umrissenen Begriffes der Art; was man gemeinhin so nennt, ist ein für sauberes Denken völlig ungeeignetes Gemisch von objektiven und subjektiven Bestandteilen: «Art ist das, was ein guter Systematiker so nennt».

Wäre die Botanik — auf diese beschränken wir uns hier — eine rein beschreibende Wissenschaft, dann könnte man den unvollkommenen Artbegriff allenfalls noch hinnehmen; aber er erweist sich völlig unbrauchbar, sobald man ihn im verralgemeinernden Sinn gebrauchen will. Das ist vor allem in der Abstammungs- und Entwicklungslehre der Fall. Wer heute behaupten wollte, die Entwicklung der Arten sei bewiesen, würde dabei nichts weiter sagen als: Etwas, was unendlichen Beibriff haben.

Unter Beiseitlassung der heute handläufigen Versuche, auf genetischer Grundlage zu einem greifbaren Artbegriff zu kommen, versucht der Verfasser folgenden Weg:

1. Die Merkmale, die man unter dem Begriff der Art zusammenfasst, gehören vier verschiedenen Ebenen an. Die erste, hier die historische Ebene genannt, umfasst alle jene Merkmale, die nicht unmittelbar der Lebensfähigkeit in der konkreten Umwelt dienen; sie können daher mehreren Arten gemeinsam sein und damit in etwa dem Begriff der Gattung entsprechen. Obwohl die meisten wirklichen

Arten schon in dieser Schicht praktisch unterschieden werden können, geht sie uns hier weniger an.

Die zweite Ebene enthält jene Merkmale, die unmittelbar und einmülig in Unterordnung unter die erste Schicht der Lebensfähigkeit und Lebensstichigkeit dienen. Sie sind von Art zu Art immer scharf geschieden, auch dort, wo die Umwelt Übergänge zeigt.

Ihre Erkennung erfolgt mit Leichtigkeit, wo es sich um scharf abgegrenzte Umweltsbedingungen handelt; unter Übergangsverhältnissen können sie entweder aus diesen selbst, oder aus vergleichender Betrachtung aller ähnlicher Arten erschlossen werden.

Die dritte Ebene beschränkt sich auf jene Merkmale, die ein rein quantitatives Mehr oder Weniger der zweiten Ebene bedeuten, also die genetisch erfassbaren Varianten jeden Grades.

Die vierte Ebene, nämlich die individuellen Unterschiede auf gleicher genetischer Grundlage, kann hier als bedeutungslos aussseracht gelassen werden.

2. Von besonderer Wichtigkeit ist der Begriff der Lebensfähigkeit in einer ganz bestimmten und einmaligen Umwelt (Wasser, Boden, Luft, andere Pflanzen, Tiere), mit anderen Worten, die zweite Ebene, denn auf ihr liegt der Kern des hier vorgeschlagenen Artbegriffes. Was einer Gruppe von Pflanzen, die zu der gleichen ersten Ebene gehören, die Fähigkeit verleiht, in wesentlich verschiedenen Umweltsverhältnissen zu leben, das ist das Wesen der Art, ob es sich nun beschreibend in den entsprechenden Organen erfassen lässt, oder aus der Umwelt selbst erschlossen werden muss.

3. Der Grundfehler aller Lamarckischen oder darwinistisch ausgerichteten Artbegriffe ist, dass sie denselben von der dritten Schicht aus zu der zweiten (und darüber hinaus auch zur ersten) hin aufbauen; die Mutation wäre das Rohmaterial der Artbildung; die quantitativen Abweichungen auf der dritten Ebene würden durch Häufung, Kreuzung, Auslese schliesslich zu den qualitativen Unterschieden der zweiten Schicht führen. In Wirklichkeit geht der Weg gerade umgekehrt: die dritte Ebene ist nur eine Anfrähtung der zweiten; sie kann lebensstichig, gleichgültig, lebensvermindernd, lebensvernehmend sein, oder auch ganz fehlen. Tatsächlich müssen die drei Ebenen nicht als gleichwertig betrachtend werden, sondern in einem analogen Sinn: es führt keine Brücke von unten nach oben.

4. Damit ist der Begriff der wirklichen Art ausschliesslich auf die zweite Ebene verlegt. Die klassische Nomenklatur ist ein intuitiver Ausdruck für diese Tatsache. Wenn wir aus dem Gewirr der unbrauchbaren Definitionen der Art herauskommen wollen, müssen wir auf die vorevolutionistische Denkweise zurückgreifen, allerdings mit scharferer Fassung der Begriffe. Gattung im eigentlichen Sinne wäre dann nur eine Gruppe die auf der ersten Ebene völlig übereinstimmt, aber auf der zweiten Ebene in lebensfähig scharf geschiedene Arten untergeteilt ist.

5. Eine Teiluntersuchung der grossen südbrasilianischen Gattungen *Oxyptelium*, *Eryngium*, *Leandra*, *Petunia* und *Baccharis* mit zusammen 168 beschriebenen Arten ergibt, dass davon 113 (68) als wirkliche Arten betrachtet werden können, während 55 (32%) nur Varianten auf der dritten Ebene sind. Andere Stichproben verstärken die Erkenntnis, dass die Zahl der wirklichen Arten in der südbrasilianischen

sehen Phanerogamflora (rund 5000 Arten) zwischen einem Drittel und einem Viertel der beschriebenen Heft.

Was nun aber die Entwicklungslinien beweisen muss, ist die Entstehung der spezifischen Lebensfähigkeit auf der zweiten Ebene; ich bin in keiner Weise gegen die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit dieses Vorgehens, streite aber allen Versuchen, dies durch Aufbau von unten nach oben zu erklären, die Erfolglosigkeit ab. Was wir vor aller Untersuchung brauchen, ist ein von evolutionistischer Voreingenommenheit freier Artgefürff.

LITERATURE.

Omitting all general books on the concept of the Species, only those monographs and treatises are cited here that may be consulted for factual verification.

Achyrocline. — Baker, G.: Compositae, Flora Brasiliensis 6,3 (1882) 115.

Baccharis. — Baker, J. G.: Compositae, Flora Brasiliensis 6,3 (1882) 37.

Teodoro, I. L.: Index Baccharidarum, Contribuições do Instituto Geobotânico La Salle, Campos, Rio Grande do Sul, n. 2, 1952.
Rambo, B.: Análise geográfica das Compositas riograndenses, Anais do Herbario Barbosa Rodrigues 4 (1952) 87.

Eichhornia. — Seubert, M.: Flora Brasiliensis 3,1 (1847) 89.

Eryngium. — Urban, I.: Flora Brasiliensis 11,1 (1879) 297.
Wolff, H.: Umbelliferae, Pflanzenreich IV, 228 (1913).
Rambo, B.: O género Eryngium no Rio Grande do Sul, Selowia 8 (1957) 299.

Halmium. — Grosser, W.: Pflanzenreich IV, 193 (1908) 45.

Leandra. — Cogniaux, A.: Flora Brasiliensis 14,4 (1888) 66.
Rambo, B.: Geografia das Melastomataceas riograndenses, Selowia 9 (1958) 147.

Mimosa. — Bentham, G.: Flora Brasiliensis 15,2 (1876) 294.
Burbart, A.: Las especies de Mimosa en la Flora Argentina, Darwiniana 8 (1948) 9.

Oxypetalum. — Fournier, E.: Asclepiadaceae, Flora Brasiliensis 6,4 (1885) 257.

Mahne, G.: Asclepiadaceae Dusenianae in Paraná collectae, Art. f. Bot. 2, n. 3 (1927) containing the general system of the genus; and many other writings on the genus.
Meyer, T.: Asclepiadaceae, Genera et Species Plantarum Argentinae 2 (1944) 54.
Hoehne, F. C.: Monographia das Asclepiadaceas Brasileiras, fasc. 1, 2 (1916).

Rambo, B.: Die Gattung Oxypetalum in Rio Grande do Sul, Südbrasilien, Selowia 9 (1958) 117.

Passiflora. — Killip, E. P.: The American Species of Passifloraceae, Field Museum of Natural History, Botanical Series, n. 19 (1938) 481.

Petunia. — Fries, R. E.: Die Arten der Gattung Petunia, Kungl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 46, n. 5 (1911).

Tillandsia. — Mez, K.: Bromeliaceae, Flora Brasiliensis 3,3 (1892) 577.
Mez, K.: Tillandsia, Pflanzenreich IV, 37 (1935) 436.

Zornia. — Bentham, G.: Flora Brasiliensis 15,1 (1859) 80.
Burbart, A.: Las Leguminosas argentinas, 1952, 303.