



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENSINO, FILOSOFIA E
HISTÓRIA DAS CIÊNCIAS

Livia Maria Santos Assunção

**A CONTROVÉRSIA SOBRE SELEÇÃO DE GRUPOS E A
“CONVERSÃO” DE EDWARD O. WILSON:
MOVIMENTOS E CONTRA-MOVIMENTOS DE UMA
POLÊMICA ATUAL**

SALVADOR
2017

Lívia Maria Santos Assunção

A Controvérsia Sobre Seleção de Grupos e a “Conversão” de Edward O. Wilson: Movimentos e Contra-movimentos de Uma Polêmica Atual

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ensino, Filosofia e História das Ciências da Universidade Federal da Bahia e da Universidade Estadual de Feira de Santana como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr. Juan Manuel Sánchez Arteaga

Co-orientador: Prof. Dr. Charbel Niño El-Hani

SALVADOR

2017

Assunção, Livia Maria Santos
A Controvérsia Sobre Seleção de Grupos e a
"Conversão" de Edward O. Wilson: Movimentos e Contra-
movimentos de Uma Polêmica Atual / Livia Maria Santos Assunção. -
- Salvador, 2017.
100 f. : il

Orientador: Juan Manuel Sa?nchez Arteaga.
Coorientador: Charbel Nin?o El-Hani.
Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-graduação em Ensino,
Filosofia e História das Ciências) -- Universidade Federal da
Bahia, UFBA, 2017.

1. Sociobiologia. 2. Seleção em múltiplos níveis. 3.
Altruísmo. 4. Seleção de parentes. 5. Seleção de grupo. I.
Arteaga, Juan Manuel Sa?nchez. II. El-Hani, Charbel Nin?o.
III. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENSINO, FILOSOFIA E
HISTÓRIA DAS CIÊNCIAS

Livia Maria Santos Assunção

**A CONTROVÉRSIA SOBRE SELEÇÃO DE GRUPOS E A “CONVERSÃO” DE
EDWARD O. WILSON: MOVIMENTOS E CONTRA-MOVIMENTOS DE UMA
POLÊMICA ATUAL**

Prof. Dr. Luiz Márcio Santos Farias
Coordenador do curso

SALVADOR
2017

Lívia Maria Santos Assunção

**A Controvérsia Sobre Seleção de Grupos e a “Conversão” de Edward
O. Wilson: Movimentos e Contra-movimentos de Uma Polêmica Atual**

Comissão Examinadora

Dra. Indianara Lima Silva (Membro Interno)
Universidade Federal da Bahia

Dr. Hilton Ferreira Japyassú (Membro Externo)
Universidade Federal da Bahia

Dr. Juan Manuel Sánchez Arteaga
Universidade Federal da Bahia

Prof. Dr. Charbel Niño El-Hani
Universidade Federal da Bahia

SALVADOR
2017

Aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Jairo e Marinei, a quem terei uma dívida eterna por todo esforço e investimento em minha formação. Este título também é de vocês.

A Danilo, meu marido, pelo apoio em cada uma das etapas da realização desta dissertação. Obrigada pelas correções, pelo companheirismo, por ter sido meu equilíbrio em diversos momentos e, principalmente, pelo incentivo diário, que me possibilitou finalizar esta dissertação com lucidez e tranquilidade. Obrigada por acreditar.

À minha irmã Larissa e à minha tia Neide por sempre estarem ao meu lado e pelo suporte que me fez encarar as últimas semanas com mais confiança.

Aos meus pacotes, Luma, Duda, Rebecca e Mariana, e também à Laila e Diego por sempre torcerem pelo sucesso desta pesquisa.

A todos do LEFHBio pelos comentários e sugestões. Em especial ao Breno, que se tornou um amigo e o meu guru acadêmico desde 2012.

Ao meu co-orientador Charbel El-Hani por me proporcionar conhecer melhor a história das ciências. Obrigada pelos comentários e correções que enriqueceram a construção desta investigação.

A Mark Borrello, pela contribuição na escrita do capítulo dois e por me ensinar a enxergar a história da biologia com curiosidade, leveza e bom humor.

A Indianara e Jean-Baptiste, pelos comentários e sugestões na minha qualificação.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela bolsa concedida para a realização desta pesquisa.

Por fim, agradeço ao meu orientador Juanma, com quem aprendi imensamente durante todo o processo de investigação historiográfica. Obrigada pela paciência em relação a todos os obstáculos e contratemplos pelos quais esta dissertação enfrentou, pelas correções, pelo encorajamento e suporte nos momentos mais complicados e difíceis deste ano. E, sobretudo, por me ensinar que a academia também pode ser lugar de muita empatia. Minha total gratidão.

RESUMO

Desde a publicação do *On The Origin of Species*, em 1859, o nível de organização biológica no qual seleção natural opera tem sido discutido por biólogos evolutivos e filósofos da biologia. A ideia de que a seleção natural poderia agir em diferentes hierarquias biológicas, especificamente no nível dos indivíduos e no nível dos grupos de indivíduos, foi proposta inicialmente por Charles Darwin. No entanto, Darwin argumentou que a seleção entre grupos poderia funcionar apenas em alguns casos, como a evolução da moralidade em seres humanos e a formação do sistema de castas em himenópteros. Após esta publicação, a seleção do grupo foi intensamente discutida por autores, tais como Peter Kropotkin (1902) e Vero Copner Wynne-Edwards (1962) que defendiam que o grupo deveria ser entendido como principal o alvo de seleção. No entanto, a partir de meados da década de 1960, a teoria da seleção de grupo começou a ser amplamente rejeitada. Neste debate, uma das grandes figuras que se opôs à teoria da seleção de grupo foi o biólogo Edward O. Wilson. Ele começou a estar diretamente envolvido no debate sobre as forças da evolução social desde a publicação do livro *Sociobiology*, em 1975. Durante décadas, Wilson se opôs à ideia de seleção de grupo como base teórica para explicar a evolução do comportamento social. No entanto, com a publicação de *Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology* (2007) com a colaboração de David Sloan Wilson – um renomado adepto da teoria da seleção de grupos – Wilson demonstrou mudar seu posicionamento. Esta mudança foi mantida em publicações subsequentes, como o artigo de 2010 escrito com Martin A. Nowak e Corina E. Tarnita, onde os autores não apenas defendem a seleção do grupo, mas também criticaram a teoria da seleção de parentesco. Esta investigação visa analisar a suposta conversão de Edward O. Wilson em relação ao uso da teoria da seleção de grupo desde seus primeiros trabalhos a respeito do tema, até suas publicações atuais. Para tanto, foi realizada uma análise acerca de suas obras que discutem a seleção de grupo, a evolução do altruísmo, a evolução da socialidade e temas correlatos.

Palavras-chave: Sociobiologia, seleção de grupo, seleção em múltiplos níveis, seleção de parentes, altruísmo.

ABSTRACT

Since the publication of *On the Origin of Species*, in 1859, the level of biological organization at which natural selection works has been under discussion by evolutionary biologists and philosophers of biology. The idea that natural selection could work in different biological hierarchies, specifically at the level of individuals and at the level of the groups of individuals was first proposed by Charles Darwin. However, Darwin argued that selection between groups could work only in a few cases, such as the evolution of morality in humans and the generation of caste system in hymenopterans. After this publication, group selection was intensely discussed by authors as Peter Kropotkin (1902) and Vero Copner Wynne-Edwards (1962) that defended that the group should be understood as the main target of selection. However, from the middle of 1960s, the theory of group selection began to be widely rejected. Within this debate, one of the great figures that opposed to group selection theory was the biologist Edward O. Wilson. He began to be directly involved in the debate about the forces of social evolution since the publication *Sociobiology*, in 1975. For decades, Wilson has been opposed to the idea of group selection as a theoretical basis to explain the evolution of social behaviour. However, with the publication of *Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology* (2007) with the collaboration of David Sloan Wilson – a well-known supporter of group selection theory – Wilson changed his positioning. This change was maintained in subsequent publications, such as the 2010 paper written with Martin A. Nowak and Corina E. Tarnita where the authors not only defend group selection but also criticized kin selection theory. This research aims at analysing Wilson's supposed conversion toward the theory of group selection from his early works about the topic, until his current publications. In order to do so, a historical analysis was conducted about his works that discusses group selection, the evolution of altruism, evolution of sociality and related topics.

Keywords: Sociobiology, group selection, multilevel selection, kin selection, altruism.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
1. EDWARD OSBORNE WILSON.....	15
2. OBJETIVO.....	18
3. METODOLOGIA	18
4. ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO	19
5. REFERÊNCIAS	20
CAPÍTULO I.....	25
RESUMO	25
1. INTRODUÇÃO	25
2. SOCIOBIOLOGIA	27
3. WILSON E OS NÍVEIS DE SELEÇÃO	38
4.REFERÊNCIAS:	48
CAPÍTULO II.....	53
ABSTRACT.....	53
1. INTRODUCTION.....	53
2. LEVELS OF SELECTION: FROM KIN TO GROUPS	55
3. ON HUMAN NATURE	61
4. THE SOCIAL CONQUEST OF EARTH	64
5. CONCLUSIONS.....	67
6. REFERENCES	69
CAPÍTULO III.....	72
RESUMO	72
1. INTRODUÇÃO	72
2. UMA NOVA CONTROVÉRSIA NA CARREIRA DE EDWARD O. WILSON	81
3. SELEÇÃO EM MÚLTIPLOS NÍVEIS	88
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	92
5. REFERÊNCIAS	93
EPÍLOGO.....	99

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO

Fig.1: Colaboradores da fundação da sociobiologia.....17

CAPÍTULO I

Figura 1: Esquema de apresentação da sociobiologia.....31

Figura 2. Sociobiologia na capa da revista *Time*, em 1977.....34

Figura 3: Apresentação dos níveis de seleção abordados no *Sociobiology*.....38

CAPÍTULO III

Fig.1: Apresentação dos níveis de seleção abordados no *Sociobiology*.....79

INTRODUÇÃO

De modo geral, a biologia evolutiva está orientada por duas ideias centrais, propostas em meados do século XIX. Estas ideias foram propostas pela primeira vez pelo naturalista inglês Charles Darwin, em seu famigerado livro *On The Origin of Species*. A partir da publicação desta obra, a ciência (em especial, a biologia) sofreria uma profunda transformação. Fora da ciência, as ideias de Darwin também proporcionaram grande impacto. Muitas religiões julgavam a teoria evolutiva darwinista um notável oponente, uma vez que consideravam suas ideias centrais como transgressoras de suas verdades e dogmas (RUSE, [1979]1999, p.239). Além da religião, a teoria darwinista também foi usada fora do domínio da ciência para fins políticos e ideológicos, numa tentativa de justificar diversas organizações sociais e modelos econômicas (RUSE, [1979]1999, p.264; HODGSON, 2004, 2005; LEONARD, 2009; LEYVA, 2009). As ideias centrais propostas por Darwin e que proporcionaram uma revolução nos mais distintos campos do saber foram a ideia de descendência com modificação e a seleção natural como mecanismo evolutivo.

A primeira concepção, que foi majoritariamente aceita na biologia logo após sua publicação, explicava a origem das diferentes formas de vida a partir da ideia de que todas elas são descendentes de um ancestral comum. A teoria de seleção natural, por outro lado, explicava de que maneira a evolução modificava os organismos ao longo do tempo. A seleção natural agiria sobre as variações entre indivíduos em uma população. Estas variações (aleatórias) garantiriam uma sobrevivência e reprodução diferenciais (ou seja, aptidão) entre os indivíduos desta população. Uma vez que as variações são hereditárias, aqueles indivíduos que sobrevivessem por mais tempo e gerassem mais prole, conseqüentemente passariam as suas características para as gerações futuras. Como resultado deste processo, ocorreriam mudanças nas características da população. As características que conferissem maior aptidão aos indivíduos se tornariam mais frequentes na população. Chamamos de adaptação ao processo evolutivo de mudanças pelas quais essas características são fixadas em uma população.

É necessário salientar que a seleção natural, tal como foi proposta por Darwin, agiria apenas nos indivíduos em uma população. O indivíduo seria a *unidade de seleção*. No entanto, características como o altruísmo biológico e as castas estéreis de insetos são frequentes no meio natural, mas conferem pouco (ou nenhum) aumento da aptidão para indivíduos. Pelo contrário, estas características promovem redução na aptidão dos

indivíduos que as apresentam. Este foi um dos desafios enfrentados pela teoria da seleção natural. Porém, o mesmo autor que a propôs foi o mesmo a apontar o desafio e, também, a propor sua solução. Darwin explicou as castas estéreis em colônias de insetos eram adaptações. Obviamente, elas não eram adaptações para o indivíduo, mas sim, para a colônia (DARWIN, 1859, p.236). Ou seja, Darwin propôs que a seleção natural operaria sobre indivíduos e também sobre grupos^{1,2}.

Esta ideia foi amplamente aceita pela comunidade dos biólogos e, por muitos anos, foi utilizada como mecanismo explicativo (WILSON, D. S., 1983). A título de exemplo, William M. Wheeler (1911) e Alfred E. Emerson (1939), utilizaram o conceito do grupo como unidade de seleção para explicar a evolução das colônias de insetos sociais como um superorganismo (WHEELER, 1911; EMERSON, 1939). O trabalho de Wynne-Edwards a partir da década de 1950 também pode ser entendido como uma defesa da teoria de seleção de grupo.

Segundo o biólogo britânico, convenções sociais realizadas entre indivíduos de um mesmo grupo garantiriam o controle da densidade populacional (WYNNE-EDWARDS, 1959, 1964). Estas convenções seriam comportamentos realizados por membros de um grupo feitos exclusivamente para avisar outros indivíduos acerca da densidade populacional. Por exemplo, Wynne-Edwards concluiu que algumas vocalizações dos pássaros da espécie *Sturnus vulgaris* teriam o efeito de comunicar aos membros do grupo acerca do tamanho populacional e de uma possível necessidade de alguns indivíduos em emigrar para outro local (WYNNE-EDWARDS, 1959). O controle sobre a densidade populacional seria realizado a fim de evitar o consumo exacerbado de recursos (WYNNE-EDWARDS, 1959, [1962]1967, 1993). Para Wynne-Edwards, estes comportamentos seriam uma evidência da existência da seleção em níveis superiores ao indivíduo, dado que aqueles grupos que não apresentassem a capacidade de regular a densidade populacional, portanto, não seriam selecionados (WYNNE-EDWARDS, 1964). Assim, a comunicação de sinais de “aviso” a respeito do tamanho populacional

¹A defesa de Darwin em relação aos níveis superiores de seleção pode ser observada no livro *The Descent of Man* (1871): “It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each individual man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one tribe over another. There can be no doubt that a tribe including many members who, from possessing in a high degree the spirit of patriotism, fidelity, obedience, courage, and sympathy, were always ready to give aid to each other and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection” (DARWIN, 1871, p.166).

² Apesar de Darwin ter sido precursor na proposta da ideia da seleção de grupo, a expressão “seleção de grupo” foi proposta em 1964, por John Maynard Smith.

seria, na realidade, uma adaptação do grupo e não dos indivíduos. Torna-se claro, pois, que a unidade de seleção defendida por Wynne-Edwards, neste caso, era o grupo (WEINS, 1966)³.

Wynne-Edwards ficou bastante conhecido por sua teoria de restrição populacional, e passou a ser símbolo do que, mais tarde, seria chamado de “seleção de grupo ingênua” (WILSON, D.S.; SOBER, 1994; WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007; NESSE, 2005; POOLE, 2009), uma vez que o autor considerava que a força da seleção de grupo, na maioria das vezes, superava a força da seleção no nível do indivíduo. Foi justamente este cenário que proporcionou o livro *Adaptation and Natural Selection* de George C. Williams (1966), como uma longa crítica ao trabalho de Wynne-Edwards e, conseqüentemente, à teoria de seleção de grupo (WILLIAMS, [1966]1996, p.92). A lógica de George C. Williams foi acompanhada de diversos outros biólogos que, durante o auge da biologia molecular, realizaram a defesa da atuação da seleção natural no nível do gene e do indivíduo. Desta maneira, a década de 1960 foi marcada pelo início da rejeição da ideia do grupo como unidade de seleção, bem como do foco das explicações biológicas nos níveis abaixo do organismo (HAMILTON, 1964a, 1964b; SMITH, 1964; WILLIAMS, [1966]1996).

O trabalho de George C. Williams e sua crítica à seleção de grupo, no entanto, não foram os responsáveis pela tendência à molecularização da biologia. Em 1960, as investigações dos biólogos já levavam em conta os novos resultados das pesquisas sobre organização e metabolismo celular, bem como os estudos que relacionavam bioquímica e genética (NOBLE, 2011). A teoria da evolução de Darwin já havia sido incorporada a uma base genética. Além disso, após as publicações sobre a estrutura da molécula de DNA (WATSON; CRICK, 1953a, b, c), a transição para uma visão menos abstrata sobre os genes tornou-se mais amplamente aceita (EVANGELISTA, 2016). Conseqüentemente, muitos biólogos passaram a enxergar o desenvolvimento de cada organismo (bem como os diferentes padrões morfológicos e comportamentais observados no meio natural) como o resultado da expressão dos genes (STRASSER, 2006). A visão sobre a diversidade biológica na década de 1960, portanto, estava estreitamente relacionada ao conceito *informacional* dos genes. Desta maneira, além de ser entendido como uma unidade estrutural e funcional, o gene também passou a ser considerado uma unidade informacional. Esta visão difundiu a ideia do gene como uma mensagem

³ Para mais trabalhos em defesa da ideia de seleção entre grupos até a década de 1970, ver: KROPOTKIN, [1902]2012; EMERSON, 1939; WYNNE-EDWARDS [1962]1967.

específica para cada característica do indivíduo (STOTZ et al., 2004; DOS SANTOS; EL-HANI, 2009; PITOMBO et al., 2013)⁴. Logo, o trabalho de Williams esteve sob influência dos últimos resultados produzidos na biologia e tornou-se chave para o que passaria a ser visto como uma onda de rejeição à seleção de grupo por muitos biólogos evolutivos (SERGERSTRALE, 2000, p.130; BORRELLO, 2010, p.130).

Na década de 1970, a biologia evolutiva estava imersa nas discussões acerca do papel do gene na evolução e no desenvolvimento dos organismos. Este debate tornou-se ainda mais afamado quando biólogos relacionados à investigação da natureza humana passaram a fazer uso do conceito informacional do gene para explicar o comportamento humano. Isto é, justificar a existência de comportamentos humanos dados como universais (por exemplo, territorialidade, dominação social masculina e agressividade) com base no funcionamento dos genes (HOLTZMAN, 1977; LEWONTIN, 1980; KITCHER, 1987, p.125). Esses comportamentos universais seriam, portanto, resultado da ação da seleção natural (adaptações) e, conseqüentemente, de difícil modificação. Edward Osborne Wilson, um renomado mirmeecólogo da Universidade de Harvard, no Estados Unidos, esteve entre os principais nomes associados a esta perspectiva e à oposição ao uso da teoria de seleção de grupo como principal força evolutiva na evolução de traços sociais.

1. EDWARD OSBORNE WILSON

E. O. Wilson (nascido em junho de 1929 em Birmingham, Alabama), graduou-se biólogo em 1949 pela Universidade do Alabama, mesma instituição em que recebeu título de mestre em 1950. No mesmo ano, Wilson iniciou seus estudos de doutoramento na Universidade do Tennessee. No entanto, o biólogo decidiu pela transferência para a Universidade de Harvard um ano depois. Em Harvard, Wilson foi orientado por Frank M. Carpenter, à época, prestigiado paleontólogo de invertebrados. Durante os quatro anos de doutoramento, Wilson participou de diversas expedições em Cuba, Nova Guiné, Austrália, México, Itália, Suíça, Inglaterra e França visando coletar novas espécies de formigas e documentar observações acerca de seus comportamentos. Neste período, o mirmeecólogo documentou os resultados de suas pesquisas sobre padrões morfológicos

⁴ Apesar de o conceito de gene estar relacionado a uma entidade carreadora de informações de um organismo, o próprio conceito de “informação” não estava muito bem estabelecido na biologia naquele período (DOS SANTOS; EL-HANI, 2009).

das espécies encontradas, bem como conclusões acerca da distribuição geográfica das mesmas, da sua evolução e do comportamento social (WILSON, E.O., 1953a, 1953b, 1955; WILSON; BROWN, 1953, 1954).

Ao final do seu doutorado, Wilson passou a lecionar em Harvard, onde também foi curador do Museu de Zoologia Comparada até 1997, quando se tornou professor emérito. Na década de 1960, as pesquisas do biólogo passaram a se concentrar na investigação sobre comunicação de insetos sociais. Wilson tornou-se referência mundial na área, uma vez que ajudou a esclarecer a participação da comunicação através de sinais químicos (feromônios) na organização social das sociedades de insetos (WILSON, E.O., 1963, 1965; REGNIER; WILSON, 1968, 1969). No início da década de 1970, Wilson publicou o livro *The Insect Societies*, em que reunia suas investigações acerca de diversas espécies de insetos sociais (WILSON, E.O., 1971a).

Note que, no início da década de 1970, E. O. Wilson era reconhecido especialmente por seu trabalho nas investigações a respeito da taxonomia, biogeografia e comportamento social de insetos, sobretudo formigas (WILSON, E.O., 1962; 1963; 1971a; 1971b). No entanto, uma das controvérsias científicas que mais documentadas pelos meios de comunicação populares dos Estados Unidos esteve relacionada à argumentação de E. O. Wilson sobre o comportamento humano (BORRELLO, 2010, p.136). Isto apenas foi possível, uma vez que o biólogo americano se propôs a publicar uma obra que unificasse as análises acerca do comportamento social. Publicado em junho de 1975, *Sociobiology: The New Synthesis* veio com a proposta de fundar um novo ramo da biologia evolutiva, a sociobiologia, que reuniria as mais recentes investigações sobre a socialidade. Assim, a sociobiologia se propunha a apresentar as mais recentes discussões sobre a base biológica dos comportamentos sociais, o que incluía descrições de comportamentos, estrutura populacional, fisiologia, ecologia e evolução de sociedades animais (WILSON, E.O., 1975). A sociobiologia pretendia a estudar todo e qualquer grupo que apresentasse algum nível de socialidade. Portanto, Wilson passou a participar das discussões sobre a base biológica das sociedades humanas a partir da década de 1970 (WILSON, E.O., 1975, 1978). O biólogo foi contemporâneo das grandes descobertas da genética e da biologia molecular nas décadas de 1950 e 1960. Logo, era de se esperar que a perspectiva da sociobiologia sobre a socialidade humana estivesse bastante ligada à ideia do controle genético e ao programa adaptacionista.

Porém, é injusto atribuir apenas a E. O. Wilson a responsabilidade pela fundação da sociobiologia. Esta disciplina deve ser vista como o resultado do trabalho de diversos

pesquisadores (SERGERSTRALE, 2000, p.90). Estudos a respeito do comportamento social em animais eram realizados muito antes de o *Sociobiology* ser publicado (BAYROFF, 1936; HARTMAN, 1944; FULLER et al., 1957; MIRSKY et al., 1957). Além disso, pesquisadores contemporâneos de Wilson também realizavam estudos sobre a mesma temática. Alguns desses pesquisadores propuseram teorias alternativas à seleção de grupo como importante mecanismo para a explicação da evolução da socialidade (Fig.1). Podem ser considerados co-fundadores da sociobiologia: W. D. Hamilton, proponente da teoria de seleção de parentes (1964), uma das principais formulações teóricas utilizadas pela sociobiologia entre as décadas de 1970 e 1990; Richard Dawkins, proponente da ideia do gene como replicador (1976) e, em conjunto com George C. Williams, um dos maiores opositores à ideia da seleção de grupo; Irenäus Eibl-Eibesfeldt, pioneiro na aplicação da etologia ao comportamento humano (1961); George C. Williams, cujo trabalho proporcionou discussões acerca da unidade de seleção no processo de evolução da socialidade (1966).



Fig.1: Colaboradores da fundação da sociobiologia. Da esquerda para a direita: Irenäus Eibl-Eibesfeldt, George C. Williams, Edward O. Wilson, Richard Dawkins e William D. Hamilton. Fonte: Wilson, 1994, p.208.

A publicação do *Sociobiology* gerou uma grande reação às ideias sobre as bases biológicas do comportamento humano. As críticas foram publicamente voltadas com

maior frequência à imagem de Wilson, uma vez que o *Sociobiology*, apesar de ser um volume de mais de 600 páginas, foi um grande sucesso de vendas nos Estados Unidos, devido à grande publicidade feita pela editora do livro, a *Harvard Press*, antes e logo após sua publicação.

A controvérsia acerca do trabalho de E. O. Wilson mudou de foco no início dos anos 2000. Neste período, o autor, que antes utilizava a teoria de seleção de parentes proposta por W. D. Hamilton como força evolutiva principal na evolução de traços cooperativos e altruístas, passou a questionar a plausibilidade desta teoria e a apontar as limitações ao seu uso. Além disso, Wilson passou a propor que toda a sociobiologia fosse revista a partir da ideia de seleção em múltiplos níveis (o que incluiria a seleção de grupo). Seu novo posicionamento foi exposto a partir de 2005, em uma série de artigos que tratavam sobre a evolução do altruísmo e de outros comportamentos. As críticas ao novo posicionamento de Wilson, que sempre foi conhecido por ser defensor da teoria de seleção de parentes, culminou em uma publicação, assinada por 137 pesquisadores, em resposta a um dos artigos publicados pelo autor (desta vez, capa da revista *Nature*) em que a sua nova visão acerca da seleção natural e suas unidades de operação são aplicadas à evolução da eusocialidade.

2. OBJETIVO

Neste cenário, a presente investigação tem como objetivo colocar em perspectiva histórica a argumentação do biólogo Edward O. Wilson acerca da teoria de seleção de grupo entre as décadas de 1970 (período em que o autor foi fortemente criticado devido ao uso do gene como unidade de seleção para explicar o comportamento humano) e 2000 (período em que o autor passou a defender o uso da teoria de seleção de grupo como chave para a compreensão da evolução da socialidade).

3. METODOLOGIA

Para o desenvolvimento deste estudo, foram utilizados artigos originais e livros de autoria de Wilson que abordavam (diretamente ou indiretamente) a questão dos níveis de seleção. Além disso, também foi utilizada literatura secundária que nos permitiu compreender principalmente a controvérsia relacionada à abordagem do autor centrada no gene durante a década de 1970. Desta maneira, a narrativa apresentada procurou dialogar entre essas duas fontes. Em síntese, tentamos compreender o uso dos níveis de

seleção nas explicações sobre a evolução da socialidade apresentadas por E. O. Wilson.

Foram utilizadas como fontes primárias publicações originais do autor. Os livros usados foram: *The Insect Societies* (1971), *Sociobiology: The New Synthesis* (1975), *On Human Nature* (1978), *Naturalist* (1994), *The Superorganism* (2009), *The Social Conquest of Earth* (2012) e *The Meaning of Human Existence* (2014)⁵.

As fontes secundárias utilizadas nesta narrativa facilitaram a compreensão sobre a controvérsia acerca do trabalho de na década de 1970. Além disso, também possibilitaram compreender algumas questões de ordem contextual neste mesmo período, como por exemplo as relações entre Wilson e seus colegas de departamento, por exemplo. Foram utilizadas reportagens de divulgação sobre a abordagem biológica do comportamento humano feita pelo *Sociobiology* nas revistas *Time* e *People*, bem como no jornal *The New York Times*. Além disso, livros e artigos que colocaram em perspectiva histórica a referida controvérsia também foram utilizados no desenvolvimento desta pesquisa. Foram utilizados: *Not in Our Genes: Biology, Ideology and Human Nature* (LEWONTIN et al., 1984), *Making Genes, Making Waves* (BECKWITH, 2002), *Defenders of the Truth: The Debate for Science in the Sociobiology Debate and Beyond* (SERGERSTRALE, 2000), *Evolutionary Restraints: The Contentious History of Group Selection* (BORRELLO, 2010), *Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature* (KITCHER, 1987).

4. ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

A fim de buscar uma maior disseminação das conclusões obtidas neste trabalho, a dissertação será apresentada na forma de múltiplos artigos, ou seja, no formato *multipaper* (DUKE; BECK, 1999). Assim, diferente do formato tradicional de dissertação, este relatório de pesquisa está organizado em três capítulos, no qual cada capítulo se encontra no formato de um artigo científico. Ou seja, cada capítulo conterá, além do título, um resumo, introdução à problemática investigada, as discussões pertinentes para cada tema, considerações finais e bibliografia. A fim de alcançar uma certa independência entre os capítulos, e uma vez que eles apresentam temas em comum (como a história da seleção de grupo e o papel de Edward O. Wilson nestas discussões), o formato *multipaper* inevitavelmente implicará em algumas repetições, ainda que sejam necessárias. Estas repetições virão através de argumentos, referências, bem como

⁵ A lista completa de artigos analisados pode ser encontrada na bibliografia final de cada capítulo.

informações que possam situar o leitor em cada artigo.

O primeiro capítulo deste relatório de pesquisas enfocará a controvérsia vivida pelo biólogo Edward O. Wilson durante a década de 1970. Será analisado de que forma a sua perspectiva acerca das unidades de seleção está relacionada com a controvérsia sobre suas explicações a respeito do comportamento humano.

O segundo capítulo apresentará uma comparação entre a argumentação do autor acerca da evolução da condição humana nos livros *On Human Nature* (1978) e *The Social Conquest of Earth* (2012). As explicações de Wilson quanto à evolução do altruísmo humano e da origem das sociedades humanas serão analisadas, levando-se em conta, sobretudo, seu posicionamento quanto à seleção em múltiplos níveis.

O terceiro capítulo se propõe a colocar em perspectiva histórica a controvérsia relacionada ao autor nos anos 2000, em que parte da comunidade de biólogos evolutivos encarou as mudanças de posicionamento de Wilson como uma espécie de “conversão” à seleção de grupo. Este artigo tem como objetivo compreender o desenvolvimento das ideias do biólogo em relação à seleção em múltiplos níveis, tendo como principal objeto de estudo as novas ideias do autor sobre o tema, apresentadas no livro *The Superorganism* (2009), uma vez que este trabalho pode ser apontado como o resultado das novas ideias do autor acerca da evolução eusocialidade; um dos debates mais relevantes para a sociobiologia.

5. REFERÊNCIAS

BAYROFF, A. G. The experimental social behavior of animals. **Journal of Comparative Psychology**, v. 21(1), p. 67-81, 1936.

BECKWITH, J. R. **Making Genes, Making Waves**. Harvard University Press, 2002.

BORRELLO, M. E. **Evolutionary Restraints: the Contentious History of Group Selection**. The University of Chicago Press. 2010

BROWN, W. L., WILSON, E. O. The case against the trinomen. **Systematic Zoology**, v. 3(4), p. 174-176, 1954.

DARWIN, C. **The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex**. London, J. Murray, 1871.

DARWIN, C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. **London: J. Murray, 1859.**

DAWKINS, R. **The selfish gene**. Oxford University Press, 1990.

DOS SANTOS, V. C; EL-HANI, C. N. Idéias sobre genes em livros didáticos de biologia do ensino médio publicados no Brasil. **Revista Brasileira de Pesquisa em Educação em Ciências**, v. 9, n. 1, 2009.

DUKE, N. K., BECK, S. W. Research news and comment: Education should consider alternative formats for the dissertation. **Educational Researcher**, v. 28(3), p. 31-36, 1999.

EIBL-EIBESFELDT, I. The fighting behavior of animals. **Scientific American**, v. 205(6), p. 112-123, 1961.

EMERSON, A. E. Social coordination and the superorganism. **American Midland Naturalist**, v. 21, n. 1, p. 182-209, 1939.

EVANGELISTA, N. A. **O Conceito de Gene em Livros Didáticos de Biologia Celular e Molecular do Ensino Superior**. 2016. 223 f. Dissertação (Mestrado em Ensino, Filosofia e História das Ciências) Programa de Pós-Graduação em Ensino, Filosofia e História das Ciências do Instituto de Física da Universidade Federal da Bahia/Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2016.

FULLER, J. L., ROSVOLD, H. E., PRIBRAM, K. H. The effect on affective and cognitive behavior in the dog of lesions of the pyriform-amygdala-hippocampal complex. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 50(1), p. 89-96, 1957.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **Journal of theoretical biology**, v. 7, n. 1, p. 1-52, 1964.

HARTMAN, C. G. The glass tubes method for studying insect behavior. **Journal of Comparative Psychology**, v. 37(1), p. 1-2, 1944.

HODGSON, G. M. Social Darwinism in Anglophone academic journals: A contribution to the history of the term. **Journal of Historical Sociology**, v. 17(4), p. 428-463, 2004.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Superorganism**. W. W. Norton & Company, 2009.

HOLTZMANS, E. The sociobiology controversy. **International Journal of Health Services**, v. 7, n. 3, p. 515-527, 1977.

KITCHER, P. **Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature**. MIT Press, 1987.

KROPOTKIN, P. **Mutual aid: A Factor of Evolution**. Courier Corporation, 2012.

LARSON, E. J. The Scopes Trial and the Evolving Concept of Freedom. **Virginia Law Review**, 503-529, 1999.

LEONARD, T. C. Mistaking eugenics for social Darwinism: Why eugenics is missing from the history of American Economics. **History of Political Economy**, v. 37, p. 200-233, 2005.

LEONARD, T. C. Origins of the myth of social Darwinism: The ambiguous legacy of Richard Hofstadter's Social Darwinism in American Thought. **Journal of Economic Behavior & Organization**, v. 71(1), p. 37-51, 2009.

LEWONTIN, R. C. Sociobiology: Another biological determinism. **International Journal of Health Services**, v. 10, n. 3, p. 347-363, 1980.

LEWONTIN, R. C.; ROSE, S.; KAMIN, L. J. **Not in our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature**. 1984.

LEYVA, R. No child left behind: a neoliberal repackaging of social darwinism. **Journal for Critical Education Policy Studies**, v. 7(1), p. 365-381, 2009.

MIRSKY, A. F., ROSVOLD, H. E., PRIBRAM, K. H. Effects of cingulectomy on social behavior in monkeys. **J. Neurophysiol**, v. 20(6), p. 588-601, 1957.

NESSE, R. M. Maladaptation and natural selection. **The Quarterly review of biology**, v. 80(1), p. 62-70, 2005.

NOBLE, D. Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and selfish genes: are they of use in physiology?. **The Journal of physiology**, v. 589, n. 5, p. 1007-1015, 2011.

PITOMBO, M. A.; DE ALMEIDA, A. M. R. EL-HANI, C. N. Conceitos de gene e ideias sobre função gênica em livros didáticos de biologia celular e molecular do ensino superior. **Revista Contexto & Educação**, v. 22, n. 77, p. 81-110, 2013.

POOLE, A. M. Horizontal gene transfer and the earliest stages of the evolution of life. **Research in microbiology**, v. 160(7), p. 473-480, 2009.

REGNIER, F. E., WILSON, E. O. The alarm-defence system of the ant *Lasius alienus*. **Journal of Insect Physiology**, v. 15(5), p. 893-898, 1969.

REGNIER, F. E., WILSON, E. O. The alarm-defence system of the ant *Acanthomyops claviger*. **Journal of Insect Physiology**, v. 14(7), p. 955-970, 1968.

RUSE, M. The Darwinian revolution: science red in tooth and claw. **The University of Chicago Press**. 1999.

SEGERSTRALE, U. C. O. **Defenders of the Truth: The Sociobiology Debate**. Oxford University Press, 2000.

SMITH, J. M. Group selection and kin selection. **Nature**, v. 201, n. 4924, p. 1145-1147, 1964.

STOTZ, K.; GRIFFITHS, P. E.; KNIGHT, R. How biologists conceptualize genes: an empirical study. **Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in**

History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences, v. 35, n. 4, p. 647-673, 2004.

STRASSER, B. J. A world in one dimension: Linus Pauling, Francis Crick and the central dogma of molecular biology. **History and philosophy of the life sciences**, p. 491-512, 2006.

WATSON, J. D.; CRICK, F. H. Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. **Nature**, v. 171(4361), p. 964-967, 1953^b.

WATSON, J. D.; CRICK, F. H. Molecular structure of nucleic acids. **Nature**, v. 171, p. 737-738, 1953^a.

WHEELER, W. M. The ant-colony as an organism. **Journal of Morphology**, v. 22, n. 2, p. 307-325, 1911.

WIENS, J. A. On Group Selection and Wyhhe-Edwards' Hypothesis. **American Scientist**, v. 54, n. 3, p. 273-287, 1966.

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection**. Princeton University Press. 1996

WILSON, D. S. The group selection controversy: history and current status. **Annual review of ecology and systematics**, v. 14, n. 1, p. 159-187, 1983.

WILSON, D. S.; SOBER, E.. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. **Behavioral and brain sciences**, v. 17, n. 4, p. 585-608, 1994.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. **The Quarterly review of biology**, v. 82, n. 4, p. 327-348, 2007.

WILSON, E. O. Chemical communication in the social insects. **Science**, v. 149(3688), p. 1064-1071, 1965.

WILSON, E. O. Chemical communication in the social insects. **Science**, v. 149, n. 3688, p. 1064-1071, 1965.

WILSON, E. O. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 62(2), p. 82-87, 1955.

WILSON, E. O. **Naturalist**. Island Press, 1994.

WILSON, E. O. **On Human Nature**. Harvard University Press, 1978.

WILSON, E. O. Origin of the variation in the imported fire ant. **Evolution**, v. 7(3), p. 262-263, 1953a.

WILSON, E. O. Pheromones. **Scientific American**, v. 208(5), p. 100-115, 1963.

- WILSON, E. O. **Sociobiology**. Harvard University Press, 1975.
- WILSON, E. O. The ecology of some North American dacetine ants. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 46(4), p. 479-495, 1953b.
- WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Harvard University Press, 1971a.
- WILSON, E. O. **The Meaning of Human Existence**. WW Norton & Company, 2014.
- WILSON, E. O. The prospects for a unified sociobiology. **American scientist**, v. 59, n. 4, p. 400-403, 1971b.
- WILSON, E. O. **The Social Conquest of Earth**. W. W. Norton & Company, 2012.
- WILSON, E. O., BROWN, W. L. The subspecies concept and its taxonomic application. **Systematic Zoology**, v. 2(3), p. 97-111, 1953.
- WILSON, Edward O. Pheromones. **Scientific American**, v. 208, n. 5, p. 100-115, 1963.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. A rationale for group selection. **Journal of Theoretical Biology**, v. 162, n. 1, p. 1-22, 1993.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. **Animal Dispersion in Relation to Social Behavior**. Oliver and Boyd. 1967
- WYNNE-EDWARDS, V. C. Intergroup selection in the evolution of social systems. **Nature**, v. 200, n. 4907, p. 623-626, 1963.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. Population control in animals. **Scientific American**, v. 211, n. 2, p. 68-75, 1964.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. THE CONTROL OF POPULATION-DENSITY THROUGH SOCIAL BEHAVIOUR: A HYPOTHESIS. **Ibis**, v. 101, n. 3-4, p. 436-441, 1959.

CAPÍTULO I

EDWARD O. WILSON, O PROBLEMA DO ALTRUÍSMO E A SELEÇÃO DE GRUPOS NA DÉCADA DE 1970

RESUMO

O presente artigo procura analisar a evolução das ideias do biólogo Edward O. Wilson acerca seleção de grupo e da origem evolutiva do altruísmo na década de 1970, levando-se como principal objeto de estudo, o livro *Sociobiology: The New Synthesis* (1975). É apresentada uma discussão sobre a mudança de posicionamento do biólogo sobre como a organização social em animais – comportamento humano incluso – poderia ser reduzida ao funcionamento de genes, assim como considerações a respeito da seleção de parentes e seleção interdêmica durante esta década.

Palavras-chave: sociobiologia, altruísmo, seleção de grupo, seleção de parentes, determinismo biológico.

1. INTRODUÇÃO

Há uma crescente concordância entre os profissionais da educação científica, bem como entre filósofos e historiadores da ciência, sobre a necessidade da discussão e divulgação a respeito das controvérsias científicas como uma tentativa de remodelar algumas concepções epistemológicas populares em relação à ciência e à construção do conhecimento científico (KIPNIS, 2001; BROSSARD, 2009; BAGDONAS et al., 2014). Tal consenso vem sendo apoiado por estudos que evidenciam que mesmo em ambientes acadêmicos, o trabalho científico vem sendo retratado de forma a se distanciar amplamente da sua natureza (MATTHEWS, 1998; SCHWARTZ; LEDERMAN, 2008). A exposição a estas concepções equivocadas – e, eventualmente, ingênuas – sobre a construção do conhecimento científico possibilitou, segundo Pérez e colaboradores (2001), a criação de “visões deformadas” sobre a natureza da ciência (PÉREZ et al., 2001).

Neste trabalho, é importante destacar duas das concepções epistemológicas mais comuns sobre o conhecimento científico. A primeira se refere à concepção de uma ciência socialmente neutra, isenta das ideologias pessoais dos cientistas ou das relações entre ciência, sociedade e ambiente (PÉREZ, 2001). A segunda, por outro lado, é a de uma ciência aproblemática, imune a controvérsias e a divergências entre hipóteses e teorias científicas. Ambas as concepções são equivocadas e contribuem para uma imagem da ciência como uma instituição inabalável e detentora do conhecimento “oficial”

(BAGDONAS et al., 2014). Portanto, as investigações acerca das controvérsias científicas se fazem indispensáveis, sobretudo com a finalidade de expor características do trabalho científico que com frequência não são (muitas vezes propositadamente) divulgadas, tornando possível uma desconstrução de concepções epistemológicas equivocadas sobre a construção do conhecimento científico.

Uma das controvérsias científicas mais relevantes nas últimas décadas no âmbito da biologia, certamente envolve Edward O. Wilson, professor da *Harvard University* e importante figura na história do desenvolvimento da biogeografia, mirmecologia e, principalmente, no estabelecimento da sociobiologia como um ramo da biologia evolutiva. Na década de 1970, após a publicação do livro *Sociobiology: The New Synthesis*, E. O. Wilson, esteve à frente do debate sobre determinismo genético; perspectiva que entendia os fatores genéticos derivados de seleção natural como os principais determinantes de comportamentos sociais complexos. O autor era, portanto, apontado por críticos ao seu trabalho por legitimar o status quo. Neste sentido, características das sociedades humanas que, para os deterministas genéticos seriam “universais”, tais como agressividade, hierarquia social de gênero ou a monogamia feminina (versus poligamia masculina), por exemplo, são fundamentalmente produto natural determinado a partir dos genes (ROSE; 1983; RHODE, 1991).

No início dos anos 2000, Wilson volta ao cerne das discussões na comunidade de biólogos evolutivos. Durante muitos anos, Wilson atribuiu à teoria de seleção de parentes um grande poder explicativo e preditivo sobre a evolução de comportamentos sociais e colocou-a como um dos pilares da sociobiologia. Porém, o autor passou a rejeitar a mesma fundamentação teórica e a aceitar a seleção de grupo como força evolutiva indispensável para a explicação sobre a origem e manutenção de comportamentos cooperativos e altruístas. Este novo posicionamento do autor foi recebido pela comunidade de biólogos com muita surpresa, culminando com a assinatura de uma carta de resposta a um dos artigos de Wilson por mais de uma centena de biólogos, que deixavam claro sua posição contrária à sua nova posição.

Este artigo, portanto, procura analisar historicamente o desenvolvimento de ambas as controvérsias envolvendo o biólogo Edward O. Wilson, tendo como objeto de investigação os livros *Sociobiology* e *The Superorganism*. O *Sociobiology* foi a publicação mais importante da carreira do autor, e centro da maioria das críticas orientadas ao autor sobre determinismo genético. Já *The Superorganism* pode ser classificado como uma síntese da nova argumentação de Wilson à evolução dos

comportamentos sociais.

2. SOCIOBIOLOGIA

O que nos faz humanos? Certamente, uma das características que nos vem à tona é a capacidade de questionarmos o mundo que nos cerca, ou seja, a capacidade de olharmos para além de nós mesmos. Nós, humanos, sentimos prazer em compreender questões nebulosas sobre o mundo à nossa volta e isto está integralmente retratado na história da humanidade. Os primeiros filósofos da tradição ocidental tiveram como objeto primário de investigação a natureza do mundo e das investigações sobre ele. Ou seja, especulações acerca dos corpos celestes, da matéria física, das questões relacionadas à saúde e até mesmo sobre fenômenos metafísicos eram a regra na filosofia que, hoje, conhecemos como “pré-socrática” (BERLAND, 1986).

Sócrates, no entanto, teve outro olhar em relação aos seus predecessores (NADDAF, 2006). Foi apenas a partir do que se entende por “filosofia socrática”, que a investigação sobre o universo físico foi colocada em segundo plano, dando luz a um novo objeto de análise: a condição humana (BERLAND, 1986). O homem, assim, passou a explorar e especular sobre as condições de sua própria natureza. O estudo da natureza humana, sobretudo o que nos faz diferentes dos animais não humanos, foi, por muitos anos, uma das questões mais discutidas pelos filósofos, bem como pelos representantes das mais diversas religiões. (WILSON, 2012, p.7). Quais atributos nos tornam humanos? Quais características nos distanciam de outros animais? Nosso comportamento social é inato? Somos altruístas ou egoístas por natureza? A análise destas questões, por muito tempo, foi de exclusividade das humanidades – objeto de investigação da antropologia e sociologia, por exemplo. Apenas após as publicações de Charles Darwin sobre o mecanismo de evolução no *On The Origin of Species* (1859), bem como sobre a moralidade humana no *The Descent of Man* (1871) que este cenário se tornou diferente, uma vez que a biologia evolutiva proposta por Darwin abriu um grande leque de possibilidades de novas investigações sobre toda a diversidade biológica.

Antes da década de 1970, foram raros os momentos em que a biologia se propôs a discutir tais temas e quando o mesmo era realizado, os especialistas em comportamento animal, os etólogos, protagonizavam o debate (LEWONTIN et al., 1984, p.239), deixando, portanto, as investigações sobre a condição humana a cargo de áreas tais como a antropologia, as ciências sociais e a filosofia, por exemplo. Publicações como *The Fighting Behavior of Animals* (EIBL-EIBESFELDT, 1961) *On Agression* (LORENZ,

[1966]2002) e *Territorial Imperative* (ARDREY, 1966) – ambos de autoria de etólogos – são exemplos dos textos escritos por biólogos antes da década de 1970 que propunham explicar a origem do comportamento social humano. Ambas as publicações entendiam a socialidade humana como um produto da seleção natural, bem como aspectos fisiológicos e anatômicos do *Homo sapiens*. Ademais, estas publicações explicavam a origem e permanência de comportamentos como a agressividade e territorialismo como inatos ao ser humano, uma vez que teriam sido condições para evolução da espécie. O caráter adaptativo dessas características às condições ecológicas passadas teria favorecido a permanência destes comportamentos. Tais comportamentos, segundo Lorenz e Ardrey, tinham valor adaptativo (ARDREY, 1966, p.8; LORENZ, [1966]2002, p.21). Em *On Agression*, Lorenz afirma: “*Historians will have to face the fact that natural selection determined the evolution of cultures in the same manner as it did that of species*” (LORENZ, [1966]2002; p. 251). Este, portanto, era o cenário em que a investigação sobre a condição humana estava inserida: comportamentos sociais humanos eram analisados primariamente por etólogos que propunham um argumento pautado na vantagem adaptativa que tais comportamentos poderiam trazer à espécie.

Em 1970, no entanto, o mirmecólogo e professor da *Harvard University*, Edward O. Wilson, finaliza sua discussão sobre a evolução de comportamentos agressivos e territorialistas com uma defesa à união entre a antropologia e os fundamentos da genética de populações como uma saída para a compreensão sobre o comportamento social humano.

Anthropology must continue to promote primate sociology, but in such a way as to translate it into the most advanced theory of population genetics and ecology. Only by this means can an understanding be gained of the adaptive radiation that has occurred in primate social systems (WILSON, 1970, p.146).

Um ano depois, Wilson publica um de seus livros mais aclamados, *The Insect Societies* (1971a). O livro é uma longa análise sobre a diversidade de comportamentos de insetos sociais e a obra não se propõe a discutir as origens do comportamento humano. Wilson dedica o último capítulo da publicação para repetir sua argumentação a favor da utilização da perspectiva da biologia nas humanidades. Porém, dessa vez, o autor vai além. Ele versa acerca da necessidade de incluir, como uma nova área da biologia, uma disciplina que tratasse da diversidade dos comportamentos sociais à luz da biologia evolutiva (WILSON, 1971a, p.460). A esta disciplina, Wilson deu o nome de

sociobiologia (WILSON, 1975a), termo que, inclusive, já estava em uso por etólogos que investigavam comportamento social na década de 1960 (ALTMAN, 1962; GUHL, 1965; SCOTT, 1966).

É interessante notar que, embora o termo “sociobiologia” fosse utilizado desde a década de 1960, a segunda publicação a usar esta expressão é de autoria de Stuart Altman, aluno de doutorado sob a orientação de Wilson (WILSON, 1994, p.308; ALTMAN, 1962)⁶. O próprio Wilson, antes de fazer menção sobre o termo no livro *The Insect Societies*, já havia publicado um artigo na *Annual Review of Entomology* intitulado “*The Social Biology of Ants*” no qual o autor realizava uma revisão bibliográfica a respeito do comportamento social de formigas (WILSON, 1963). No entanto, a análise de tais trabalhos era consideravelmente diferente do proposto por Wilson em 1971 de investigar a totalidade dos comportamentos sociais usando a biologia evolutiva como base teórica. O foco dos trabalhos anteriores à sociobiologia proposta por Wilson era a descrição de comportamentos e a especulação acerca das semelhanças entre o comportamento social humano e de outros vertebrados. Assim, estas publicações não apresentavam a ênfase da sociobiologia proposta por Wilson na hereditariedade de comportamentos sociais, bem como em realizar comparações entre sociedades de espécies diferentes a fim de compreender a diversidade de organizações sociais (WILSON, 1975a).

É importante ressaltar que a sociobiologia proposta por Wilson, embora tenha se tornado muito popular devido às suas discussões acerca da natureza humana, inicialmente não foi delineada apenas para este fim (WILSON, 1978, p.xi; ALCOCK, 2001, p.9). De fato, a própria ideia de conceber a sociobiologia como uma disciplina se deveu por Wilson trabalhar, por muitos anos, com o estudo do comportamento social de insetos, especialmente de formigas (WILSON, 1994, p.). Para ele, a formulação de uma teoria que explique a evolução da socialidade deveria vir acompanhada de cautelosa investigação sobre a complexidade envolvida na organização social de outros organismos, especialmente daqueles com um nível de socialidade alta, como os cupins, abelhas e formigas (WILSON, 2012, p. 10).

Em junho de 1975, após cinco anos da primeira menção de Wilson sobre a criação de uma nova área da biologia que sintetizasse as discussões sobre a base biológica de

⁶ A primeira menção ao termo “*sociobiology*” ocorreu em 1948, no livro *The Criminal and His Victim: Studies in the Sociobiology of Crime*, de autoria do psicólogo alemão Hans von Hentig. Na publicação, von Hentig tece comentários acerca das bases psicológicas do crime e do papel das vítimas na perpetuação dos atos de delinquência (VON HENTIG, [1948]1979).

todos os comportamentos sociais, o livro *Sociobiology: The New Synthesis* foi publicado pelo autor. O livro foi amplamente divulgado pela editora, a *Harvard University Press*, através de coquetéis, entrevistas na televisão e rádio, assim como propagandas em revistas e jornais de grande alcance nos Estados Unidos, como o *New York Times* (ALCOCK, 2001, p.3; LEWONTIN et al., 1984, p. 233). O *Sociobiology*, como anteriormente mencionado, não foi pensado com a finalidade de tratar apenas da condição humana. Por outro lado, o livro foi planejado como uma proposta de estudo sobre o todos os comportamentos sociais através da perspectiva da biologia evolutiva; uma síntese das mais importantes e recentes discussões acerca do comportamento animal (WILSON, E. O. 1975a, p.4 1975b; KITCHER, 1987, p.113; SEGERSTRALE, 2000, p.53).

Efetivamente, a disciplina, tal como foi apresentada pela primeira edição do livro, mostra esta característica da sociobiologia. São 697 páginas, divididas em três partes (*Social Evolution, Social Mechanism e The Social Species*) e 27 capítulos em que, apenas no último a argumentação de Wilson sobre a evolução da socialidade em humanos é, de fato, apresentada. No primeiro capítulo da publicação, Wilson discute a proposta da criação da sociobiologia e, para isso, orienta o leitor com uma imagem que discute a proposta da sociobiologia (Figura 1).

A imagem já havia sido publicada pelo autor em 1971, tanto no último capítulo do livro *The Insect Societies*, onde a primeira menção sobre a criação deste campo da biologia é feita por ele, como no artigo “*The Prospects for a Unified Sociobiology*”, (WILSON, 1971a, p.459, 1971b). Além disso, a mesma imagem também é reproduzida no livro *On Human Nature*, publicado três anos após o lançamento do *Sociobiology*, como um aperfeiçoamento das discussões sobre natureza humana (WILSON, 1978, p.xiii). A repetição desta imagem, pode ser interpretada como uma tentativa de o autor disseminar as ideias propostas por esta nova disciplina. Desta forma, Wilson planejou o livro para ser uma espécie de enciclopédia sobre a socialidade, sem deixar de lado a discussão de nenhum grupo que apresentasse tal característica. Por este motivo, Wilson passa a incluir a discussão do comportamento social de animais que não faziam parte do escopo de seus trabalhos anteriores, principalmente dos vertebrados (WILSON, 1971a, 1994, p. 321).

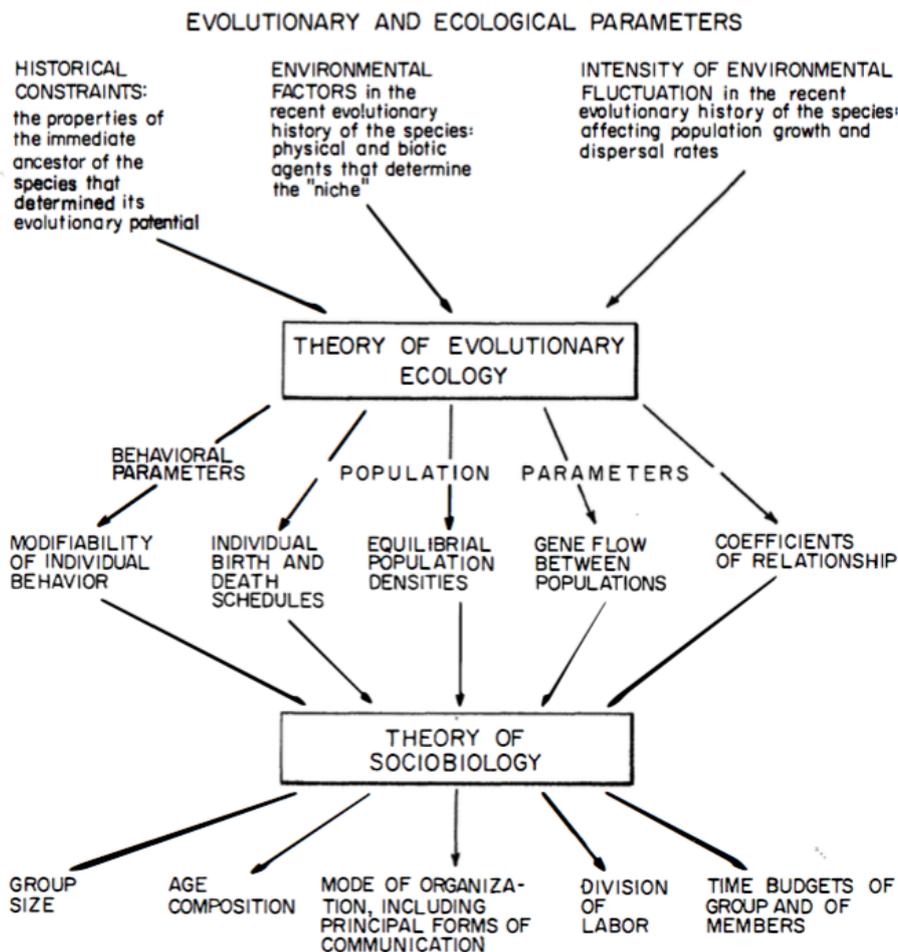


Figura 1: Esquema de apresentação da sociobiologia.
 Fonte: Wilson, 1975a, p.5.

Poucos meses após a publicação do *Sociobiology*, o autor publicou em um dos jornais de maior alcance dos Estados Unidos, o *The New York Times*, o artigo “*Human Decency is Animal*”. No texto, Wilson tece comentários de maneira especial sobre os temas mais delicados que envolviam a sua publicação, como a comparação entre sociedades de insetos e sociedades humanas, por exemplo (WILSON, 1975b). Para ele, a similaridade em relação à organização das sociedades de vertebrados e insetos era muito significativa. Por exemplo, na organização social de ambos os grupos era possível observar divisão de trabalho, sistema de hierarquia e dominância e comunicação entre os membros do grupo para indicar fome ou hostilidade (WILSON, 1971b, 1975b). Portanto, realizar investigações com os mesmos fundamentos teóricos seria fundamental para a compreensão da evolução da socialidade (WILSON, 1971a, p.460; 1971b).

Desde a sua primeira publicação, a recepção do *Sociobiology* foi bastante dividida. Nos primeiros meses, o livro teve grande alcance, popularidade e aceitação na

comunidade de biólogos (especialmente entre os etólogos), o que culminou na inauguração de novas revistas científicas voltadas para o assunto, bem como oportunidades de cargos em universidades estadunidenses para professores que dominassem este novo ramo da biologia (LEWONTIN et al., 1984, p.235; WILSON, E.O. 1994, p.330). Entretanto, pouco tempo depois, as críticas ao trabalho de Wilson começaram a aparecer e demoraram muitos anos para serem minimamente silenciadas. Mesmo depois da grande propaganda que envolveu o lançamento do livro, os responsáveis pela publicidade feita pela *Harvard University Press* não poderiam imaginar tamanha controvérsia e falatório acerca do livro, não só pela comunidade de acadêmicos em biologia, mas também pelo público leigo (SEGERSTRALE, 2000, p.13).

As críticas ao trabalho de Wilson, de forma geral, recaíram sobre o último capítulo de seu trabalho. Ou seja, a principal discussão não envolveu os 26 capítulos que tratavam de descrições, biogeografia, hereditariedade, fisiologia e evolução dos comportamentos sociais; o principal foco das críticas envolveu particularmente a abordagem de Wilson sobre a condição humana (HOLTZMAN, 1977; LEWONTIN et al., 1984, p.251). A natureza das críticas, no entanto, variava. Uma delas defendia que a sociobiologia seria uma “miragem” (KITCHER, 1987, p.117). Ou seja, Wilson não teria trazido nada de novo com sua publicação, uma vez que a biologia evolutiva desempenha o papel de investigar a evolução de qualquer característica biológica (LEWONTIN, 1984, p.243; ALCOCK, 2001, p.19).

No entanto, a principal acusação feita por críticos da sociobiologia estava relacionada com o conceito de determinismo biológico (LEWONTIN, 1976, 1979; GOULD, 1977, p.252, 1978), uma vez que Wilson, em diversos momentos, considerava os fatores genéticos e a seleção natural como os fundamentais determinantes de comportamentos sociais complexos. No início do capítulo sobre socialidade humana, por exemplo, Wilson clama à necessidade de haver uma disciplina específica para a base genética do comportamento humano, ao que chamou de “genética antropológica” (WILSON, 1975a, p.550).

A key question of human biology is whether there exists a genetic predisposition to enter certain classes and to play certain rules. Circumstances can be easily conceived in which such genetic differentiation might occur. The heritability of at least some parameters of intelligence emotive traits is sufficient to respond to a moderate amount of disruptive selection (WILSON, E.O., 1975a p. 554).

Outro exemplo da argumentação determinista do biólogo pode ser visto no capítulo onze, no qual Wilson atribui a ocorrência do comportamento agressivo no homem à seleção natural. Ou seja, ao longo da evolução, a agressividade humana teria se tornado vantajosa. Logo, este comportamento poderia ser considerado uma adaptação.

Is aggression in man adaptive? From the biologist's point of view it certainly seems to be. It is hard to believe that any characteristic so widespread and easily invoked in a species as aggressive behavior is in man could be neutral or negative in its effects on individual survival and reproduction. To be sure, overt aggressiveness is not a trait in all or even a majority of human cultures. But in order to be adaptive it is enough that aggressive patterns be evoked only under certain conditions of stress such as those that might arise during food shortages and periodic high population densities. It also does not matter whether the aggression is wholly innate or is acquired part or wholly by learning. We are now sophisticated enough to know that the capacity to learn certain behaviors is itself a genetically controlled and therefore evolved trait (WILSON, E.O., 1975a, p.254).

Além disso, as primeiras revisões do *Sociobiology* que contribuíram para a divulgação das ideias de Wilson sobre a natureza humana também incitaram as críticas das ciências sociais – como, por exemplo, o texto “*Sociobiology is a New Science with New Ideas on Why We Sometimes Behave Like Caveman*”, publicado na revista *People* meses após a publicação do *Sociobiology* (JENNES, 1975)⁷. A sociobiologia também ganhou destaque na capa da revista *Time*, dois anos após sua publicação, onde novamente a ideia de controle genético do comportamento humano era discutida (Fig.2).

Publicações como estas chamaram a atenção das ciências sociais. De fato, Wilson recebeu boa parte das críticas ao seu trabalho dos profissionais desta área (QUADAGNO, 1979; ARNEY, 1980; GRAMBERG, D.; GRANBERG, B. W., 1985). Porém, uma parcela de seus críticos eram famigerados nomes da biologia evolutiva e estavam mais perto do que Wilson poderia esperar. Mais precisamente a um andar de distância (WILSON, 1994, p.336). Stephen Jay Gould e Richard Lewontin, dois notáveis nomes da biologia evolutiva na década de 1970, eram colegas de departamento de Wilson na *Harvard University* e foram os principais críticos da sociobiologia durante muitos anos. Ambos os pesquisadores focavam sua argumentação contrária à sociobiologia na insistência de Wilson em explicar a organização social humana, bem como os comportamentos por ela apresentados, como um resultado da seleção natural. A adequação do posicionamento de Wilson ao determinismo biológico, sustentava a

⁷ Disponível em: <http://people.com/archive/sociobiology-is-a-new-science-with-new-ideas-on-why-we-sometimes-behave-like-cavemen-vol-4-no-20/>

conclusão de que há uma estreita relação entre a evolução e a moral; ou seja, o estudo da história evolutiva humana conseguiria dar conta de explicar a natureza da moralidade (CHEDIAK, 2006; BRITO, 2009).

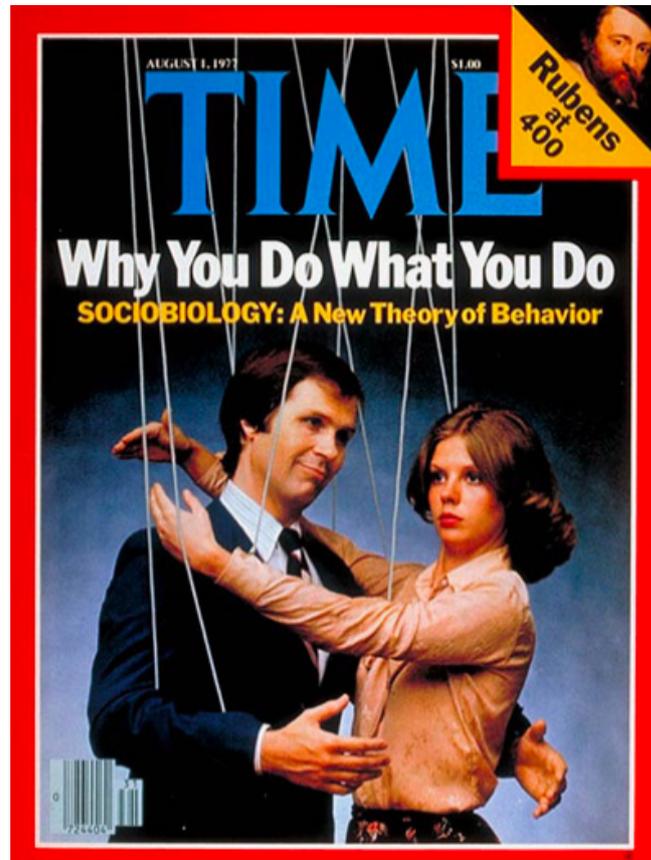


Figura 2. Sociobiologia na capa da revista *Time*, em 1977.
Fonte: *Time*. Agosto, 1977.

Portanto, o posicionamento de Wilson possibilitaria a interpretação de que muitos comportamentos humanos são adaptações, portanto inatos e, conseqüentemente, inflexíveis (LEWONTIN, 1976; 1980). Esta abordagem está intimamente alinhada ao que Richard Lewontin intitulava “programa adaptacionista”. Frequentemente compartilhada por muitos biólogos, a visão adaptacionista sobre a diversidade biológica apontava para a seleção natural como o único fator responsável pela origem e manutenção de qualquer característica de um organismo; fosse comportamental, fisiológica ou morfológica (LEWONTIN, 1979). Ou seja, as características de cada organismo vivo seriam, na realidade, adaptações. Ao discutir o papel da seleção natural na evolução do comportamento social, torna-se clara a inclinação da argumentação de Wilson ao programa adaptacionista na década de 1970.

The pervasive role of natural selection in shaping all classes of traits in organisms can be fairly called the central dogma of evolutionary biology. When relentlessly pressed, this proposition may not produce an absolute truth, but it is, as G. C. Williams disarmingly put the matter, the light and the way. A large part of the contribution of Konrad Lorenz and his fellow ethologists can be framed in the same metaphor. They convinced us that behavior and social structure, like all other biological phenomena, can be studied as “organs”, extensions of the gene that exist because of their superior adaptive value (WILSON, E.O.,1975a, p.22).

Na década de 1970, o trabalho de Wilson acerca do comportamento humano também estava relacionado à defesa da base genética do comportamento, embora o autor apresentasse um posicionamento relativamente impreciso quanto a este tema. Em alguns momentos, o biólogo defendia o papel dos genes na determinação da condição humana:

Love joins hate; aggression, fear; expansiveness, withdrawal; and so on; in blends designed not to promote the happiness and survival of the individual, but favor the maximum transmission of the controlling genes (WILSON, E.O.,1975a, p.4).

Em outras passagens, a base genética da condição humana é mencionada, mas sem conotação de controle total do comportamento humano.

Although the genes have given away most of our sovereignty, they maintain a certain amount of influence in at least the behavioral qualities that underlie variations between cultures. Moderately high heritability has been documented in introversion-extroversion measures, personal tempo, psychomotor and sports activities, neuroticism, dominance, depression, and the tendency toward certain forms of illness such as schizophrenia (WILSON, E.O.,1975a, p.550).

Além de evidenciar a argumentação de Wilson sobre o controle genético do comportamento humano, os críticos à sociobiologia também salientavam o poder que o discurso do biólogo apresentava em servir como legitimação de padrões, comportamentos e instituições sociais que deveriam ser duramente combatidas.

Such determinism provides a direct justification for the *status quo* as "natural," although some determinists dissociate themselves from some of the consequences of their arguments. The issue, however, is not the motivation of individual creators of determinist theories, but the way these theories operate as powerful forms of legitimation of past and present social institutions such as aggression, competition, domination of women by men, defense of national territory, individualism, and the appearance of a status and wealth hierarchy (SOCIOBIOLOGY STUDY GROUP FOR THE SCIENCE FOR THE PEOPLE, 1976, p.182).

Em decorrência deste cenário, logo após a publicação do *Sociobiology*, estudantes e cientistas se vincularam na formação de um grupo chamado *Sociobiology Study Group* que, ao contrário do que possa parecer, não era orientado para o estudo dos princípios da sociobiologia. Para os membros do grupo, o discurso de Wilson sobre a condição humana era enviesado por ideologias e caráter político e possível apoio ideológico a grupos racistas, nazistas e eugênicos (SOCIOBIOLOGY STUDY GROUP FOR THE SCIENCE FOR THE PEOPLE, 1976). Logo, a argumentação de Wilson sobre o assunto deveria ser discutida e exposta publicamente (ALCOCK, 2001, p.21). É importante salientar que, antes da publicação do *Sociobiology* em um artigo publicado no *The New York Times*, Wilson tratou da possibilidade de a sociobiologia ser relacionada a uma falácia naturalista.

The moment has arrived to stress that there is a dangerous trap in sociobiology, one which can be avoided only by constant vigilance. The trap is the naturalistic fallacy of ethics, which uncritically concludes that what is, should be. The “what is” in human nature is to a large extent the heritage of a Pleistocene hunter-gatherer existence. When any genetic bias is demonstrated, it cannot be used to justify a continuing practice in present and future societies. Since most of us live in a radically new environment of our own making, the pursuit of such a practice would be bad biology; and like all bad biology, it would invite disaster (WILSON, E.O., 1975b).

Torna-se clara, portanto, a percepção do autor acerca da possibilidade de seus leitores associarem seus argumentos sobre a natureza humana a uma falácia naturalista, muito embora esta mesma discussão não tenha sido realizada no *Sociobiology*.

Rapidamente, o *Sociobiology Study Group* associou-se ao movimento *Science for the People*, que objetivava expor cientistas e discursos científicos que, de alguma maneira, contribuíssem para a continuidade do *status quo* (SOCIOBIOLOGY STUDY GROUP FOR THE SCIENCE FOR THE PEOPLE, 1976; SEGERSTRALE, 2000, p.13; BECKWITH, 2002, p.91). Ou seja, o último capítulo do *Sociobiology* poderia servir como legitimação à permanência das hierarquias, papéis e organizações sociais vigentes à época. Através de publicações em revistas de amplo alcance, o grupo chamou ainda mais a atenção ao debate sobre a natureza biológica da condição humana, o que atraiu olhares e, conseqüentemente, a crítica de outros movimentos sociais como os grupos pela igualdade racial – especialmente o *International Committee Against Racism* (ROSE, 1983; TANG-MARTINEZ, 1997, p.116; WILSON, E.O., 1994, p.348;).

Portanto, a partir de década de 1970, a controvérsia sobre a sociobiologia ganhou grandes proporções, especialmente no Leste dos Estados Unidos. Ativistas de

movimentos sociais protestavam em congressos em que a sociobiologia era discutida. Uma das aulas de Wilson sobre biologia evolutiva chegou a ser invadida por manifestantes, e sua demissão foi pedida através de alto-falantes em um dos *campi* da universidade (WILSON, E.O.,1994, p.347). A pressão sobre Wilson culminou em um episódio de agressão ao pesquisador em 1978, durante um simpósio sobre a sociobiologia promovido pela *American Association for the Advancement of Science* – um dos maiores encontros científicos do mundo. Neste episódio, ativistas pertencentes ao movimento de defesa da igualdade racial (relacionado ao movimento de Direitos Civis dos Estados Unidos, durante os anos 1954 e 1968) invadiram o palco durante a fala de Wilson e despejaram um jarro com água e gelo na sua cabeça (BARLOW, 1991; WILSON, E.O.,1995; SEGERSTRALE, 2000, p.23; ALCOCK, 2001, p.3).

É importante ressaltar que o fundamento desta controvérsia está relacionado à forma como Wilson entendia a seleção natural durante o período da publicação do *Sociobiology*. Em qual nível da hierarquia biológica a seleção natural atua? O mecanismo evolutivo age selecionando genes, indivíduos, grupos, populações ou espécies inteiras? A seleção natural atua em apenas um destes níveis ou pode atuar em mais de um? A categoria da seleção natural referente à hierarquia biológica sobre a qual ela atua foi chamada por Gould no início dos anos 2000 como *agência* (GOULD, 2002, p.14). O debate sobre a agência do mecanismo evolutivo, embora em destaque na década de 1970, teve sua origem no livro *The Origin of Species*. No capítulo VII, dedicado à discussão sobre as dificuldades enfrentadas por sua teoria, Darwin tenta responder como a seleção natural poderia promover a manutenção do altruísmo como uma adaptação, uma vez que este mecanismo agiria apenas no nível do indivíduo, segundo sua argumentação (DARWIN, 1859, p.235; EL-HANI; MEYER, 2005, p.81).

A fim de explicar a evolução de alguns comportamentos sociais, Wilson evidencia sua defesa a um ponto de vista que seria aperfeiçoado e popularizado um ano depois, através do trabalho do biólogo evolutivo Richard Dawkins, de que os genes podem ser a unidade de seleção fundamental (DAWKINS, [1976]1990, p.24). Por isso, não seria uma grande surpresa a defesa do autor sobre a atribuição de tantos comportamentos humanos como um resultado da expressão de genes ou adaptações; perspectiva que foi, posteriormente, chamada por Gould de “gene-centrista”, uma (GOULD, 2002, p.613)⁸.

⁸ A perspectiva gene-centrista proposta por Stephen J. Gould se refere às explicações que consideram o gene como única – ou fundamental – unidade de seleção (GOULD, 2002, p.613).

In a Darwinist sense the organism does not live for itself. Its primary function is not even to reproduce other organisms; it reproduces genes, and it serves as their temporary carrier. Each organism generated by sexual reproduction is a unique, accidental subset of all the genes constituting the species (WILSON, E.O.,1975a, p.3).

3. WILSON E OS NÍVEIS DE SELEÇÃO

No momento da publicação do *Sociobiology*, havia algumas discussões em voga a respeito da evolução de comportamentos sociais, e algumas delas foram discutidas ao longo do livro. Os teóricos defensores de cada proposta investigavam, sobretudo, a evolução do altruísmo que, de acordo com Wilson, seria a questão central de toda a sociobiologia (WILSON, E.O., 1975a, p.3; SEGERSTRALE, 2000, p.23).

O capítulo cinco, intitulado “*Group Selection and Altruism*”, se propõe a expor os argumentos de Wilson sobre alguns dos teóricos responsáveis por estas discussões. Situar o leitor sobre qual o seu posicionamento acerca das teorias que tratam da evolução da socialidade. Na realidade, o capítulo é uma extensão do que foi discutido pelo autor dois anos antes no artigo “*Group Selection and Its Significance for Ecology*” (WILSON, E.O., 1973). A fim ilustrar a sua explicação, o autor apresenta uma imagem para retratar os níveis de seleção que serão considerados ao longo do livro (Fig.3). Na realidade, a mesma imagem também é utilizada na publicação de 1971.

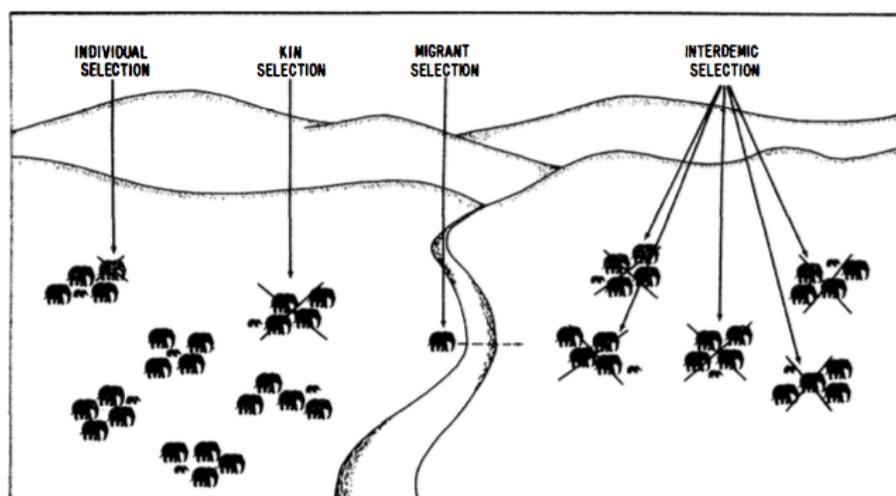


Figura 3. Apresentação dos níveis de seleção abordados no *Sociobiology*.
Fonte: Wilson, 1975a, p.107.

A figura, portanto, evidencia a aceitação de Wilson em relação à seleção em múltiplos níveis, embora o autor tenha discorrido sobre comportamentos sociais através

de uma perspectiva gene-centrista e não tenha retratado este nível de seleção na imagem (WILSON, E.O., 1975a, p. 107). O autor, portanto, não negligenciou o debate a respeito da agência da seleção natural (ou seja, sobre em qual nível ela atua) e também não se comprometeu com a defesa de apenas um nível deste mecanismo para explicar a evolução de comportamentos sociais. Este posicionamento foi posto em evidência no primeiro capítulo do *Sociobiology*, no qual Wilson menciona que níveis de seleção contrários (como indivíduo e grupo, por exemplo), resultam na fixação, perda, ou modificação de genes ao longo de muitas gerações (WILSON, E.O., 1975a, p.4). Desta forma, o que acaba se tornando adaptativo para a família, pode não ser vantajoso para o indivíduo, por exemplo.

Cada nível de seleção apresentado na imagem foi mencionado pelo autor. Porém, somente a seleção de grupo foi separadamente discutida por ele. Segundo Wilson, a seleção de grupo ocorre quando a seleção natural afeta mais de um indivíduo em um grupo e pode ser classificada em dois tipos, a depender da natureza do grupo. Se a característica analisada ocorre em um grupo pequeno, onde os indivíduos são altamente aparentados, diz-se que há *seleção de parentes* (WILSON, E.O., 1975a, p.117). Neste caso, a seleção natural não levará em conta apenas a aptidão do indivíduo (ou seja, a contribuição de um organismo para as próximas gerações em termos de prole adulta (WILLIAMS, [1966]1996). A teoria de seleção de parentes afirma que a seleção natural também leva em conta os efeitos da ação de um indivíduo na aptidão de seus parentes, uma vez que estes compartilham genes (WILSON, E.O., 1975a, p.106). Por outro lado, se o grupo for uma população isolada, com cem ou mais indivíduos, isto significa que o alvo da seleção é um *deme* (definido por Wilson como uma população) e, portanto, denomina-se *seleção interdêmica* ou *seleção interpopulacional* (WILSON, E.O., 1975a, p.106). Neste caso, a seleção natural age selecionando populações inteiras, ou seja, o que importa na evolução da característica é a aptidão do grupo, ou seja, a sobrevivência e reprodução diferenciais de grupos e não de indivíduos. A fim de não cometer anacronismos, mesmo que atualmente entendamos e nos refiramos à seleção interdêmica de Wilson como “seleção de grupo”, neste artigo, este nível de seleção será mencionado como “seleção interdêmica”.

Ao comentar brevemente sobre a história do desenvolvimento da teoria de seleção interdêmica como força evolutiva, Wilson faz menção sobre um dos maiores apoiadores desta ideia nas décadas de 1960 e 1970: o ecólogo escocês Wynne-Edwards (WIENS, 1966; BORRELLO, 2004; 2005). O trabalho deste biólogo ficou bastante conhecido

dentre os biólogos evolutivos, uma vez que ele defendia que, em alguns casos, populações de indivíduos evitam a reprodução a fim de reduzir a densidade populacional e, por conseguinte, evitar o consumo em excesso de alimentos (WYNNE-EDWARDS, 1964). De acordo com Wynne-Edwards, a regulação da densidade populacional aconteceria “pelo bem do grupo”, ou seja, visava a sobrevivência do grupo (WYNNE-EDWARDS, 1993). Este mecanismo social manifestado em vista de evitar a densidade populacional seria, portanto, uma adaptação do grupo, e não do indivíduo. As ideias de Wynne-Edwards, bem como a teoria de seleção interdêmica, foram amplamente rejeitadas na década de 1960 (BORRELLO, 2005; 2010, p.131), e Wilson não o fez diferente.

Apesar de o autor considerar a existência de seleção interdêmica, ele não a considera uma força de seleção importante para a evolução de comportamentos sociais – visão completamente oposta ao seu contemporâneo Wynne-Edwards que defendia que a sua hipótese promove “*a generalization of broader scope, namely that this was the origin or root of all social behavior in animals, including man*” (WYNNE-EDWARDS, 1964). A crítica de Wilson em relação à seleção interdêmica está baseada na ausência do apoio da genética de populações na resolução de parâmetros-chave para a aceitação da teoria de seleção interdêmica, como por exemplo as taxas de extinção de grupos ou, simplesmente, qual o tamanho dos grupos (WILSON, 1975a, p.110). O autor continua a sua análise sobre seleção interdêmica ao apresentar e avaliar de forma negativa modelos derivados da genética de populações a favor da ideia (WILSON, 1975a, p.114).

Os modelos de Levins (1970, *apud* WILSON, 1975a, p.107) e Boorman-Levitt (1972) são resumidos e analisados por Wilson no capítulo cinco (WILSON, 1975a, p.110). Ambos modelam as condições necessárias para a ocorrência de seleção de grupo. A diferença básica entre os dois modelos é a estrutura da população. No modelo proposto por Levins, populações pequenas geram outras populações também pequenas. Genes altruístas, neste caso, geram vantagem adaptativa para a sobrevivência do grupo, uma vez que há altas taxas de extinção na fundação destas novas populações; a seleção interdêmica age, portanto, contrária à seleção individual e seleciona grupos mais aptos. No modelo de Boorman-Levitt, por outro lado, uma população central gera pequenas populações, nas quais o gene altruísta confere vantagem adaptativa em relação a outros grupos. Ou seja, a seleção interdêmica agiria nos dois modelos.

Wilson segue a discussão ao argumentar sobre a improbabilidade da ocorrência deste nível de seleção, com base nos parâmetros apresentados nos modelos de Levins e Boorman-Levitt. Por isso, o autor volta a falar sobre Wynne-Edwards e sugere que as

suas explicações sobre evolução de comportamentos sociais sejam substituídas por seleção no nível do indivíduo ou por seleção de parentes (WILSON, E.O., 1975a, p.114).

In summary, deductions from the two models agree that evolution of an altruist gene by means of pure interdemic selection, based on differential population extinction, is an improbable event. The metapopulation must pass through a very narrow "window" framed by strict parameter values: steeply descending extinction functions, preferably approaching a step function with a threshold value of the frequency of the altruist gene; high extinction rates comparable in magnitude (in populations per generation) to the opposing individual election (in individuals per population per generation); and the existence of moderately large metapopulations broken into many semiisolated populations. Even after achieving all these conditions, the metapopulation is likely to be no more than polymorphic for the gene (WILSON, E.O., 1975a, p.113).

Contudo, Wilson não rejeita a ideia de que a seleção interdêmica possa, de fato, agir como uma força evolutiva. Ele se dispõe a especular acerca das condições sobre as quais a seleção interdêmica poderia atuar, assim como quais os comportamentos seriam moldados por este nível de seleção (WILSON, E.O., 1975a, p.115). Wilson qualifica estas condições como “especiais”, ou seja, muito singulares. E conclui que, embora tais particularidades sejam encontradas com certa frequência no meio natural, não há evidências suficientes na literatura que confira apoio a esta teoria (WILSON, E.O., 1975a, p.116). Apenas a evolução da redução de virulência em parasitas (avaliada por ele como um comportamento altruísta) é apontada por Wilson como uma situação provável de atuação da seleção interdêmica (WILSON, E.O., 1975a, p.116).

Contudo, é importante sinalizar uma incongruência na argumentação de Wilson a respeito do seu posicionamento em relação às adaptações no nível acima do indivíduo. Após a rejeição à teoria da seleção interdêmica como um mecanismo evolutivo importante na resolução das questões sobre socialidade – feita no capítulo cinco – Wilson chega ao capítulo quatorze, denominado “*Roles and Castes*” e apoia a ideia de seleção no nível do grupo. No entanto, o autor não emprega a expressão “seleção interdêmica” em momento algum. A fim de tratar da evolução do polimorfismo e altruísmo das castas de sociedades de insetos, Wilson opta por usar o termo “*colony-level selection*”, ou seja, “seleção no nível da colônia” (tradução livre).

The extreme soldier castes of some ant and termite species are so specialized that they function as scarcely more than organs in the body of the colony superorganism. Their existence supports the concept that in the case of insects the colony rather than the individual is the unit of organization of most

importance in evolution. For, if natural selection is indeed mostly at the colony level, and workers are mostly or wholly altruistic with respect to the remainder of the colony, their numbers and behavior can be closely regulated through evolution to approach maximum colony fitness (WILSON, E.O., 1975a, p.305).

É fundamental ressaltar que, no capítulo cinco, Wilson esclarece que a seleção de parentes atua apenas em pequenos grupos (como um grupo composto por uma mãe e seus filhos ou um grupo de irmãos, por exemplo). Isto ocorre porque o grau de parentesco entre os membros da população é muito alto e a possibilidade de a ação altruísta ser feita para um parente próximo é, como consequência, maior (WILSON, E.O., 1975a, p.117). As sociedades de formigas e cupins são formadas por populações que, frequentemente, passam dos milhares de indivíduos. No entanto, as colônias de insetos sociais podem ser vistas como um caso incomum de deme. Em sociedades de insetos, o grau de parentesco entre os membros da colônia acaba sendo mais alto do que em um grupo de indivíduos não solitários, por exemplo.

Portanto, é ambíguo o uso da expressão “*colony-level selection*” na explicação do biólogo. Quando Wilson usa a expressão “seleção no nível da colônia”, o autor acaba convergindo para a sua própria definição de seleção interdêmica, uma vez que um dos requisitos para haver este tipo de seleção é a ocorrência de um grande número de indivíduos no grupo. No entanto, a expressão também pode ser interpretada como sinônimo de “seleção de parentes”, uma vez que o grau de parentesco entre membros de sociedades de insetos costuma ser alto. Caso o autor estivesse se referindo à seleção interdêmica, a ambiguidade em seu discurso pode ser explicada pelo próprio Wilson, em uma publicação de 2007 na qual afirma que, no período da publicação do *Sociobiology*, trabalhos que se referiam à seleção de grupo eram demasiadamente rejeitados. A solução encontrada pelos biólogos era a substituição do termo “seleção de grupo”, “seleção interdêmica” ou “seleção interpopulacional” por outro de melhor aceite, embora apresentassem o mesmo significado. Em colaboração com David Sloan Wilson, E. O. Wilson afirma:

The problem has been especially severe for multilevel selection theory because many evolutionists have felt that their very careers would be jeopardized if they invoked group selection. In some cases, their fears were well founded; we could provide numerous examples of colleagues whose articles and grant proposals were rejected when stated in terms of multilevel selection theory, and then accepted when restated using other terms. (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007).

Após a apreciação a respeito da seleção interdêmica, o autor discorre sobre a teoria de seleção de parentes. Seu posicionamento em relação a esta teoria é notadamente diferente da sua apreciação a respeito da seleção interdêmica. Wilson utiliza a teoria de seleção de parentes para esclarecer muitos exemplos de evolução de comportamentos sociais (EBERHARD, 1975; ROSENFELD, 1981). E, mais importante, o autor usa esta fundamentação teórica como base da sua argumentação sobre a evolução do altruísmo – a questão central da investigação da sociobiologia (WILSON, E.O., 1975a, p.121). A teoria de seleção de parentes na explicação do altruísmo se faz importante em tal grau, que seu posicionamento em defesa à teoria é apresentado prontamente na primeira página do *Sociobiology*, mesmo antes de o autor explicar ao seu leitor o que, de fato, é a referida teoria.

This brings us to the central theoretical problem of sociobiology: how can altruism, which by definition reduces personal fitness, possibly evolve by natural selection? The answer is kinship: if the genes causing the altruism are shared by two organisms because of common descent, and if the altruistic act by one organism increases the joint contribution of these genes to the next generation, the propensity to altruism will spread through the gene pool (WILSON, E.O., 1975a, p.3).

A esta teoria, portanto, Wilson conferiu grande relevância em seu livro. A teoria de seleção de parentes foi elaborada em 1964 pelo britânico William Donald Hamilton, em uma série de duas publicações que se tornaram relevantes para a investigação sobre o comportamento animal: “*The Genetical Evolution of Social Behavior. I*” e “*The Genetical Evolution of Social Behavior. II*” (HAMILTON, 1964a; 1964b). Devemos notar, no entanto, que a expressão “kin selection”, ou “seleção de parentes”, não é de autoria de Hamilton, mas sim do biólogo também britânico Maynard-Smith, em uma publicação de revisão sobre seleção de grupo e da teoria proposta por Hamilton (SMITH, 1964). Hamilton pode ser considerado como um dos arquitetos da sociobiologia, uma vez que colaborou com a investigação sobre a evolução de comportamentos sociais, tais como a cooperação e o altruísmo. Acima de tudo, sua publicação deve ser vista como uma grande colaboração para uma mudança de perspectiva na biologia evolutiva (BORRELLO, 2010, p.131). A teoria de Hamilton contribuiu para que os biólogos evolutivos voltassem seu interesse para o gene como unidade de seleção e não mais para o indivíduo (como proposto por darwinistas ortodoxos da época) ou para o grupo – como proposto por Wynne-Edwards e seus apoiadores (SEGERSTRALE, 2000, p.54; BORRELLO, 2010, p.131). O foco passou a ser voltado para o gene, uma vez que a teoria pôs em evidência

a herdabilidade, sobrevivência e distribuição de alelos no processo evolutivo.

Diferentemente da seleção interdêmica, a seleção de parentes ocorre em um grupo pequeno de indivíduos com alto grau de parentesco dentro de uma população. Neste caso, a seleção natural age no grupo de indivíduos aparentados como uma unidade (WILSON, 1975a, p.106). Além disso, a seleção de parentes também pode agir sobre apenas um indivíduo, mas isto ocorre quando o resultado de sua ação afeta a distribuição de genes de seus parentes (WILSON, 1975a, p.106). Ou seja, as características que geram vantagem adaptativa aos familiares evoluem através de seleção de parentes. Isso pode levar à conclusão de que esta teoria expande o conceito de *aptidão individual* para o de *aptidão inclusiva*, uma vez que as ações de um membro do grupo podem afetar a distribuição de genes compartilhados por descendência comum (MURPHY et al., 2017). Por isso, a modelagem da evolução de comportamentos sociais sob a ótica da seleção de parentes refere-se apenas ao fitness inclusivo – que reúne o efeito da ação de um indivíduo no fitness de todos os membros do seu grupo que carregam os mesmos genes (NOWAK, 2006; MARSHALL, 2011).

A teoria de seleção de parentes foi apresentada à Wilson um ano depois de sua publicação, em uma de suas viagens de trem a trabalho (WILSON, E.O., 1994, p.319). Ao final da viagem, Wilson estava aficionado pela teoria (WILSON, E.O., 1971a, p.328). Anos depois, em seu livro *Naturalist* o autor narra sua experiência após finalizar a primeira leitura do trabalho proposto por Hamilton: “*I gave up. I was a convert, and put myself in Hamilton’s hands. I had undergone what historians of science call a paradigm shift*” (WILSON, E.O., 1994, p.320).

A “conversão” de Wilson pode estar relacionada à capacidade da seleção de parentes de explicar a evolução do nível mais alto de socialidade em insetos: a “*eusocialidade*”, em que era observado altruísmo de forma extrema (fêmeas não se reproduziam e cooperavam no papel social de criação da ninhada). Além disso, a teoria também solucionava um outro problema voltado à sociobiologia: o porquê da eusocialidade ser observada na ordem Hymenoptera e raramente em outras ordens de insetos.

De acordo com o raciocínio proposto por Hamilton, isto seria respondido através do mecanismo de determinação sexual, chamado “haplodiploidia”, muito incomum em animais, porém presente na ordem Hymenoptera. Neste mecanismo de determinação sexual, os óvulos fertilizados se desenvolvem em fêmeas, enquanto os óvulos não fertilizados se desenvolvem em machos. A partir da investigação sobre este mecanismo

de determinação sexual, Hamilton chegou a uma conclusão que revolucionou a área da etologia. Como consequência da haplodiploidia, o grau de parentesco entre fêmeas irmãs acaba sendo maior que o grau de parentesco com suas filhas ou filhos. De forma que elas cooperam com maior frequência entre si, a ponto de abdicar de sua fertilidade. De acordo com o raciocínio proposto por Hamilton, isto só seria possível pois, mesmo que as fêmeas inférteis morressem, boa parte de seus genes sobreviveria em suas irmãs. Seria desta forma, portanto, que a origem e manutenção dos comportamentos cooperativos e altruístas em sociedades de insetos teria ocorrido (WILSON, E.O., 1975a, p.415). Uma vez que um dos requisitos para classificar um grupo como “eusocial” é a presença de indivíduos que cooperam na criação da ninhada (WILSON, E.O., 1975a, p.398), Wilson elucida a evolução da eusocialidade também utilizando a teoria de seleção de parentes: *“Nothing but kin selection seems to explain the statistical dominance of eusociality by the Hymenoptera”* (WILSON, E.O., 1975a, p.417). Portanto, a teoria de seleção de parentes – que, a propósito, estava enquadrada a uma perspectiva gene centrista – modificou a perspectiva de Wilson sobre a evolução dos comportamentos sociais.

A defesa do raciocínio hamiltoniano no argumento de Wilson torna-se muito clara quando o autor elege o parentesco entre membros de um grupo (parâmetro central da teoria de seleção de parentes) como o provável pilar da elucidação da evolução da socialidade: *“kinship plays an important role in group structure and probably served as a chief generative force of sociality in the first place”* (WILSON, E.O., 1975a, p.4). Em outro capítulo, Wilson volta a colocar o parentesco em evidência na sociobiologia e, desta vez, classifica os coeficientes de parentesco, presentes no modelo matemático de Hamilton, como um dos três principais motores da evolução social, juntamente às taxas de fluxo gênico e aos fatores demográficos (WILSON, E.O., 1975a, p.32).

Como uma das conclusões deste raciocínio, Wilson esclarece que uma ação altruísta “verdadeira” acontece apenas se o indivíduo praticá-la para alguém pouco aparentado ou sem parentesco algum, já que ele estaria diminuindo seu fitness para aumentar o de outrem cujos genes não são compartilhados por descendência comum. Desta maneira, seus genes não seriam propagados para as gerações futuras. Tendo isso em mente, Wilson afirma que ações altruístas de uma mãe para um filho (como o cuidado parental, por exemplo), podem ser tradicionalmente consideradas altruístas. Porém, do ponto de vista genético, as mães não estariam realizando tais ações, uma vez que seu comportamento estaria apenas aumentando as chances de seus genes serem propagados para gerações futuras. Ou seja, ao realizar uma ação altruísta, uma mãe estaria garantindo

a sobrevivência de seus genes presentes em sua prole (TRIVERS, 1971; WILSON, E.O, 1975a, p.117). Assim, a teoria proposta por Hamilton leva à conclusão que organismos agem de forma a maximizar seu fitness inclusivo (HAMILTON, 1964a; 1964b; ALLEN et al., 2013). Em 1994, Wilson sintetiza de forma clara o raciocínio hamiltoniano baseado na ideia do fitness inclusivo: *“The body may die, but the genes will flourish. On the enduring phrase of Richard Dawkins, social*

behavior rides on the ‘selfish genes’” (WILSON, E.O., 1994, p.317). Este raciocínio deu margem à famigerada consideração derivada da teoria de seleção de parentes: você provavelmente se jogaria em um rio para salvar seu filho ou um irmão, mas dificilmente faria o mesmo em relação a um primo de terceiro grau ou a um completo estranho (HAMILTON, 1964b; NOWAK, 2006).

Outras questões a respeito da evolução de comportamentos sociais, foram esclarecidas pelo autor levando-se a ideia do fitness inclusivo como base teórica. Na discussão sobre comportamento de rejeição da fêmea durante o período de “desmame”, a explicação envolveu, novamente, a ideia de fitness inclusivo. Segundo Wilson, uma mãe precisa apresentar comportamento de rejeição sobre o filho já crescido a fim de investir na produção de mais filhotes; ou seja, mais genes. Desta forma, sua contribuição genética para as próximas gerações poderia ser maior (WILSON, E.O., 1975a, p.341). O mesmo raciocínio foi aplicado à evolução do cuidado alomaternal, descrito por Wilson como comportamento em que fêmeas ajudam na criação da prole de outras fêmeas. A mãe submeteria seus descendentes ao cuidado de outro membro do grupo (muitas vezes com menos experiência e, portanto, levando a um risco maior de descuido com a prole) uma vez que elas podem aumentar seu fitness inclusivo no investimento da criação de descendentes adicionais (WILSON, E.O., 1975a, p.351).

É interessante notar que Wilson descreve as diferenças entre os dois tipos de seleção de grupo, mas afirma que a seleção de parentes e a interdêmica podem se tornar o mesmo processo (WILSON, E.O., 1975a, p.117). Isto ocorreria apenas no caso de um pequeno grupo de indivíduos muito aparentados acabar se tornando isolado da população fundadora. Neste caso, o grupo se tornaria uma “população Mendeliana verdadeira”, segundo o autor. Caso os indivíduos se relacionassem igualmente, ou seja, sem diferenciação de comportamento tendo como o grau de parentesco como parâmetro, poder-se-ia considerar que a seleção de parentes e a interdêmica são o mesmo mecanismo (WILSON, E.O., 1975a, p.117). A denominação do mecanismo, portanto, deveria ser feita levando-se em conta a quantidade de indivíduos no grupo. Muitos organismos, então

seleção interdêmica.

Além disso, apesar de realizar uma extensa defesa à teoria de Hamilton ao longo do livro, Wilson termina a sessão em que fala sobre a teoria de seleção de parentes com uma breve crítica a ela. Em sua avaliação, aponta o baixo poder preditivo da teoria, como uma consequência da omissão de muitos parâmetros no modelo matemático proposto por Hamilton, tais como taxas de mutação e migração, bem como tamanho do grupo (WILSON, E.O., 1975a, p.120). É imprescindível notar, no entanto, que esta mesma crítica se repetiria nos anos 2000, quando Wilson passou a apresentar um novo posicionamento (desta vez, de reprovação) em relação à teoria de seleção de parentes (WILSON, E.O., 2005; 2008; NOWAK et al., 2010; ALLEN et al., 2013)⁹.

Outro ponto interessante a se notar é a maneira que o autor explica o altruísmo em populações humanas. Diferente da evolução do altruísmo nas sociedades de insetos, Wilson recorre ao modelo de altruísmo recíproco, proposto por Robert Trivers (1971). Na discussão proposta por Hamilton sobre evolução do altruísmo, uma das premissas é que, dificilmente, um indivíduo realizaria uma ação altruísta direcionada a um total estranho uma vez que ele não estaria maximizando seu fitness inclusivo. Porém, como é explicado o altruísmo em humanos que, com frequência, é direcionado a indivíduos não aparentados? A proposta de Hamilton, portanto, não responde a esta dúvida. Utilizando como base teórica o modelo de Trivers, Wilson se posiciona acerca de tal questão. Uma vez que humanos apresentam relacionamentos duradouros, alianças e uniões sociais como a amizade (todos possíveis em decorrência da memória) é muito provável que o comportamento altruísta em *Homo sapiens* esteja restrito ao conceito da reciprocidade: eu te ajudo agora, mas espero ajuda depois (WILSON, E.O., 1975a, p.553). O indivíduo que recebe a ação altruísta por vezes pode trapacear, então por que ele repetiria a ação altruísta? Porém, novamente, reincidimos na questão da estrutura e organização social em humanos que está sujeita a contratos sociais. Devido ao comportamento egoísta e caráter desonesto, este indivíduo certamente teria consequências desvantajosas no futuro uma vez que dificilmente receberia ações altruístas, de forma que, aos seus genes, haveria seleção negativa (WILSON, E.O., 1975a, p.120). Além disso, mecanismos psicológicos também estariam envolvidos na permanência do caráter (TRIVERS, 1971; WILSON, E.O., 1975a, p.120). Wilson, portanto, cita Shakespeare em *Othello* para reafirmar o raciocínio proposto por Trivers: “*Good name in man and woman, dear my lord, is the*

⁹ A mudança de posicionamento de E. O. Wilson sobre a seleção de grupo será abordada no capítulo III desta dissertação.

immediate jewel of their souls”.

Talvez por conta da perspectiva proposta por Trivers, Wilson utiliza um texto de apoio no capítulo cinco (o único de todo o livro em que o autor faz isso). Este texto se refere a uma entrevista com o medalhista olímpico finlandês Paavo Nurmi, na qual ele mostra o cerne do pensamento individualista.

Reporter: When you ran Finland onto the map of the world, did you feel you were doing it to bring fame to a nation unknown by others?

Nurmi: No. I ran for myself, not for Finland.

Reporter: Not even in the Olympics?

Nurmi: Not even then. Above all, not then. At the Olympics, Paavo Nurmi mattered more than ever.

Who does not feel at least a tinge of admiration for Paavo Nurmi, the ultimate individual selectionist? (WILSON, E.O., 1975a, p.106).

O fato de este trecho encontrar-se inserido no capítulo “*Group Selection and Altruism*” pode levantar questões sobre a eventual intenção de Wilson em adiantar seus posicionamentos quanto à natureza humana, sobre os níveis de seleção e sobre o altruísmo. Mas essas são questões que talvez nunca possam ser respondidas.

4.REFERÊNCIAS:

ALCOCK, J. The triumph of sociobiology. Oxford University Press, 2001.

ALLEN, B.; NOWAK, M. A.; WILSON, E. O. Limitations of inclusive fitness. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 50, p. 20135-20139, 2013.

ALTMANN, S. A. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 102, n. 1, p. 338-435, 1962.

ARNEY, W R. Maternal-infant bonding: The politics of falling in love with your child. **Feminist Studies**, v. 6, n. 3, p. 547-570, 1980.

BAGDONAS, A.; GURGEL, I.; ZANETIC, J. Controvérsias sobre a natureza da ciência como enfoque curricular para o ensino de física: o ensino de história da cosmologia por meio de um jogo didático. **Revista Brasileira de História da Ciência**, v. 7, n. 2, p. 242-260, 2014.

BARLOW, G. W. Nature-nurture and the debates surrounding ethology and sociobiology. **American Zoologist**, v. 31, n. 2, p. 286-296, 1991

BECKWITH, J. R. Making Genes, Making Waves. Harvard University Press, 2002.

BERLAND, K. J. H. "Bringing Philosophy Down from the Heavens: Socrates and the New Science." *Journal of the History of Ideas*, v. 47 (2), p. 299-308, 1986.

BOORMAN, S. A.; LEVITT, P. R. Group selection on the boundary of a stable population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 69, n. 9, p. 2711-2713, 1972.

BORRELLO, M. E. **Evolutionary Restraints: the Contentious History of Group Selection**. The University of Chicago Press. 2010

BORRELLO, M. E. Mutual aid and animal dispersion: an historical analysis of alternatives to Darwin. *Perspectives in biology and medicine*, v. 47, n. 1, p. 15-31, 2004.

BORRELLO, M. E. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*, v. 29, n. 1, p. 43-47, 2005.

BRITO, A. N. Falácia naturalista e naturalismo moral: do é ao deve mediante o quero. *Kriterion: Revista de Filosofia*, v. 51, n. 121, p. 215-226, 2010.

BROSSARD, D. Media, scientific journals and science communication: examining the construction of scientific controversies. *Public Understanding of Science*, v. 18, n. 3, p. 258-274, 2009.

CHEDIAK, K. O problema da falácia naturalista para o projeto de uma ética evolucionista. *Kriterion: Revista de Filosofia*, v. 47, n. 113, p. 147-157, 2006.

DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.

DARWIN, C. **The descent of man, and selection in relation to sex**. London: John Murray, 1871.

DAWKINS, R. **The selfish gene**. Oxford University Press, 1990.

DAWRIN, C. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. London: J. Murray, 1859.

EBERHARD, M. J. W. The evolution of social behavior by kin selection. *The Quarterly Review of Biology*, v. 50, n. 1, p. 1-33, 1975.

EIBL-EIBESFELDT, I. The fighting behavior of animals. *Scientific American*, v. 205, n. 6, p. 112-123, 1961.

GOULD, S. J. **Ever Since Darwin**. W. W. Norton and Company. New York, 1977.

GOULD, S. J. **The structure of evolutionary theory**. Cambridge: Harvard University Press, 2002.

GOULD, S. J. Sociobiology: the art of storytelling. **New Scientist**, v. 80, n. 1129, p. 530-33, 1978.

GRANBERG, D.; GRANBERG, B. W. A search for gender differences on fertility-related attitudes: Questioning the relevance of sociobiology theory for understanding social psychological aspects of human reproduction. **Psychology of women quarterly**, v. 9, n. 4, p. 431-438, 1985.

GUHL, A. M. Sociobiology and man. **Bulletin of the Atomic Scientists**, v. 21, n. 8, p. 22-24, 1965.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **Journal of theoretical biology**, v. 7, n. 1, p. 1-52, 1964.

HOLTZMAN, E. The sociobiology controversy. **International Journal of Health Services**, v. 7, n. 3, p. 515-527, 1977.

JENNES, G. Sociobiology is a new science with new ideas on why we sometimes behave like caveman. **People**, 1975. Disponível em:
<http://people.com/archive/sociobiology-is-a-new-science-with-new-ideas-on-why-we-sometimes-behave-like-cavemen-vol-4-no-20/>

KIPNIS, N. Scientific controversies in teaching science: the case of Volta. **Science & Education**, v. 10, n. 1, p. 33-49, 2001.

KITCHER, P. **Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature**. MIT Press, 1987.

LEWONTIN, R. C.; ROSE, S.; KAMIN, L. J. **Not in our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature**. 1984.

LEWONTIN, R. C. Sociobiology as an adaptationist program. **Systems Research and Behavioral Science**, v. 24, n. 1, p. 5-14, 1979.

LEWONTIN, R. C. The fallacy of biological determinism. **The Sciences**, v. 16, n. 2, p. 6-10, 1976.

LORENZ, Konrad. **On aggression**. Psychology Press, 2002.

MARSHALL, J. AR. Group selection and kin selection: formally equivalent approaches. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 7, p. 325-332, 2011.

MATTHEWS, M. R. In defense of modest goals when teaching about the nature of science. **Journal of Research in Science Teaching**, v. 35, n. 2, p. 161-174, 1998.

MEYER, D.; EL-HANI, C. N. **Evolução: o sentido da biologia**. Unesp, 2005.

MURPHY, G. P. et al. Kin recognition, multilevel selection and altruism in crop sustainability. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 930-934, 2017

NADDAF, G. What is Presocratic philosophy?, **Ancient Philosophy**, V. 26, p. 161-179, 2006.

NOWAK, M. A.; TARNITA, C, E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1057-1062, 2010.

NOWAK, M. A. Five rules for the evolution of cooperation. **science**, v. 314, n. 5805, p. 1560-1563, 2006.

PÉREZ, D. G. et al. Para uma imagem não deformada do trabalho científico. **Ciência & Educação (Bauru)**, v. 7, n. 2, p. 125-153, 2001.

QUADAGNO, J. S. Paradigms in evolutionary theory: The sociobiological model of natural selection. **American Sociological Review**, p. 100-109, 1979.

RHODE, D. L. The "No-Problem" Problem: Feminist Challenges and Cultural Change. **The Yale Law Journal**, v. 100, n. 6, p. 1731-1793, 1991.

ROBERT, Ardrey. **The Territorial Imperative**. New York: Atheneum, 1966.

ROSE, H. Hand, brain, and heart: A feminist epistemology for the natural sciences. **Signs: Journal of Women in Culture and Society**, v. 9, n. 1, p. 73-90, 1983.

ROSENFELD, A. Sociobiology stirs a controversy over limits of science. **Educational Horizons**, v. 59, n. 2, p. 70-74, 1981.

SCHWARTZ, R.; LEDERMAN, N. What scientists say: Scientists' views of nature of science and relation to science context. **International Journal of Science Education**, v. 30, n. 6, p. 727-771, 2008.

SCOTT, J.P. In: TEEPLE, John E. et al. On Proliferation: The Danger Isn't Nuclear/Sociobiology/Atomic Transition. **Bulletin of the Atomic Scientists**, v. 22, n. 2, p. 32-34, 1966.

SEGERSTRALE, U. C. O. **Defenders of the Truth: The Sociobiology Debate**. Oxford University Press, 2000.

SMITH, J. M. Group selection and kin selection. **Nature**, v. 201, n. 4924, p. 1145-1147, 1964.

SOCIOBIOLOGY STUDY GROUP OF SCIENCE FOR THE PEOPLE. Dialogue. The Critique: Sociobiology: Another Biological Determinism. **BioScience**, p. 182-186, 1976.

TANG-MARTINEZ, Z. The curious courtship of sociobiology and feminism: A case of irreconcilable differences. In: GOWATY, P. A. **Feminism and evolutionary biology: Boundaries, intersections, and frontiers**, p. 116-150, 1997.

TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. **The Quarterly review of biology**, v. 46, n. 1, p. 35-57, 1971.

- VON HENTIG, H.** The criminal & his victim: Studies in the sociobiology of crime. **Schocken Books, 1979.**
- WIENS, J. A. On Group Selection and Wyhhe-Edwards' Hypothesis. **American Scientist**, v. 54, n. 3, p. 273-287, 1966.
- WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection.** Princeton University Press. 1996
- WILSON E. O. Human Decency is Animal. **The New York Times Magazine**, October 12, 1975b.
- WILSON, E. O. **Naturalist.** Island Press, 1994
- WILSON, E. O. **On Human Nature.** Harvard University Press, 1978.
- WILSON, E. O. **Sociobiology.** Harvard University Press, 1975a.
- WILSON, E. O. **The Insect Societies.** Harvard University Press, 1971a.
- WILSON, E. O. The prospects for a unified sociobiology. **American scientist**, v. 59, n. 4, p. 400-403, 1971b.
- WILSON, E. O. The prospects for a unified sociobiology. **American scientist**, v. 59, n. 4, p. 400-403, 1971b.
- WILSON, E. O. **The Social Conquest of Earth.** W. W. Norton & Company, 2012.
- WILSON, E. O. Kin selection as the key to altruism: its rise and fall. **Social research**, p. 159-166, 2005.
- WILSON, E. O. One giant leap: how insects achieved altruism and colonial life. **BioScience**, v. 58, n. 1, p. 17-25, 2008.
- WILSON, E. O. The social biology of ants. **Annual Review of Entomology**, v. 8, n. 1, p. 345-368, 1963.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. A rationale for group selection.** Journal of Theoretical Biology, v. 162, n. 1, p. 1-22, 1993.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. Intergroup selection in the evolution of social systems. **Nature**, v. 200, n. 4907, p. 623-626, 1963.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. Population control in animals. **Scientific American**, v. 211, n. 2, p. 68-75, 1964.

CAPÍTULO II

EDWARD O. WILSON AND MULTILEVEL SELECTION IN HUMAN SOCIAL BEHAVIOR: A COMPARATIVE REVIEW OF ON HUMAN NATURE AND THE SOCIAL CONQUEST OF EARTH

ABSTRACT

Famously known as a primal figure in the history of sociobiology, Edward O. Wilson introduced his discussion about the evolution and nature of the human condition in the 1970s. His first book devoted to this topic, *On Human Nature*, called the attention of many audiences, as he tried to explain the origin and evolution of many controversial themes, such as human aggressive behavior, altruism, homosexuality and religion. Since then, his views on these topics have been the target of many reviews and critics considering his discussion on the biological determinants of human social behavior. Forty years later, Edward O. Wilson engaged in this topic again resulting in the publication of *The Social Conquest of Earth*. Some of his arguments surprised the academic community since they diverged from *On Human Nature*'s inferences, especially regarding the role of kin selection in the evolution of social traits. Historically, both *On Human Nature* and *The Social Conquest of Earth* were relevant books in the history of Sociobiology. Therefore, they will be the focus of a comparison taking into account how Wilson discussed three main topics: the evolution of human sociality, the evolution of altruism and multilevel selection. The analysis shows that the controversy over Wilson's publication about human nature both in the 1970s and 2000s are related especially to genetic determinism and to his changing views about multilevel selection.

Keywords: Sociobiology, group selection, kin selection, sociality, eusociality.

1. INTRODUCTION

The nature of the human condition has been one of the most common inquiries for the humanities and social sciences. What we are? Where do we come from? Where are we going? These are questions that many social scientists and philosophers have tried to answer for centuries. In the early 1970s, Edward O. Wilson argued that, in their attempts to give an appropriate description of human nature, the social sciences were neglecting evolutionary biology, a kind of knowledge without which our efforts to achieve a deep understanding about human nature would be futile. Since humans are living organisms like ants, corals or bees, their behavior and existence must be studied also by means of biology.

At the beginning of his career, Edward O. Wilson devoted himself to the study of biodiversity and to myrmecology (his specialty). However, in the beginning of 1970s

Wilson became interested in how biological principles and methods could revolutionize the understanding of social behaviors. In 1975, his efforts to include evolutionary biology into the analysis of social behavior resulted in the publication of the book *Sociobiology: The New Synthesis* (WILSON, E.O., 1975a), where he promoted the establishment of a new discipline called sociobiology. It was launched into the scientific community as a new way to analyze and think about social behavior in nonhuman and human species (WILSON, E.O., 1971, 1975a, 1975b). Amid *Sociobiology*'s 26 chapters, Wilson reserved the last one to talk about a delicate issue: the nature of the human condition. This chapter was received with many critiques and was the source of most of the controversies generated with the publication of *Sociobiology*.

For instance, Stephen J. Gould was one of the most notable critics of the sociobiological reasoning (PEREZ, 2013). His well-known engagement on criticisms of evolutionary biology did not ignore the controversial publication of *Sociobiology*. Gould's *Ever Since Darwin* (1977) included a chapter that deliberated about one of the most common critiques about sociobiology: biological determinism. Gould not only argued for an explanation of social behavior in humans more focused at the potentiality of their biological nature (*i. e.* the possibility of a wide range of human behaviors in opposition to the idea of specific genes for specific traits of social behavior) but also discussed the political underpinnings of this field of study, when applied to the human species (GOULD, 1977, p. 251). His positioning about sociobiology also included "Sociobiology: the art of storytelling" (GOULD, 1978), a critique on Wilson's adaptationist approach, and a letter for the *New York Review of Books* called "The Politics of Sociobiology", with the contribution of many other scientists, which discussed the political implications of sociobiology and its commitment to biological determinism. In this text, the authors concluded:

Despite the sociobiologists' disavowal of Social Darwinism, the science that stands behind sociobiology has as little rigorous standing in its application to human society as Social Darwinism did in its attempt to explain the social order. Unfortunately, there are those who have been attracted by the spurious promise of reducing such disparate fields as economics, government, and psychology to a biological science. Given the lack of scientific justification, this has only been made possible by certain ingrained cultural beliefs in biological determinism (ALPER et al.,2006).

Among the authors of the letter, we find Richard Lewontin, an evolutionary biologist who, in association with Steven Rose, a neurologist, and Leon J. Kamin, a

psychologist, wrote the book *Not in Our Genes: Biology, Ideology and Human Nature* (1984), a broad critique of sociobiology. The book discussed the political implications of *Sociobiology* and promoted a scientific debate about the biological content of Wilson's work (LEWONTIN et al., 1984, p.233). At the time, Gould and Lewontin were engaged in the *Science for the People* collective, a left-wing organization composed of professors, students, and concerned citizens that arose from the anti-war movement in 1969 (BECKWITH, 2009, p.7). Originally, the group was concerned with the entanglement of science and politics, opposing the military and corporative control of scientific knowledge, as well as the political misuses of science. The collective included a "Sociobiology Study Group", devoted to the discussion of the political and social implications of this field of study. One of the major arguments made by the Sociobiology Study Group was that sociobiology inaugurated a new form of biological determinism. Compared with the old-fashioned determinism shown in the past by Social Darwinism or eugenics, sociobiology presented a more complex articulation of biological reasoning with political ideology. Nevertheless, many of the sociobiological claims concerning human nature could be interpreted as pseudoscientific projections of Wilson's ideology and prejudices concerning social policy.

2. LEVELS OF SELECTION: FROM KIN TO GROUPS

One of the controversial topics Wilson was involved with was the debate about levels of selection. Sociobiology emerged as a proposal to discuss social behavior through an evolutionary perspective. However, this proposal came associated with many controversial topics, such as the evolution of altruistic or cooperative behaviors, traits that apparently reduce the fitness of the individual. How could one explain that? The key for the explanation is a cautious analysis on the level of selection that operate on the trait being studied. During his early publications, Wilson considered different hierarchical levels of selection: the gene, the individual, the group of related individuals, which Wilson associated with "kin selection", and the group of unrelated individuals, which he associated with "interdemic selection" (WILSON, E.O., 1973).

Group selection and kin selection theories were not the result of Wilson's theoretical formulations. The idea of group selection – which states that natural selection can act not only on the organismal level, but also on groups – was first discussed by Charles Darwin (BORRELLO, 2010). It seems controversial whether Darwin referred to group selection in *On The Origin of Species* (1859) or in *The Descent of Man* (1871)

(RUSE, 1980; BORRELLO, 2005). In this paper, we will consider that Darwin indeed discussed the idea of group selection in both works. In *The Origin of Species*, Darwin explained the accumulation of morphological variation between the sterile caste and its fertile fellows in a community of social insects by means of natural selection at the level of the group.

The subject well deserves to be discussed at great length, but I will here take only a single case, that of working or sterile ants. How the workers have been rendered sterile is a difficulty; but not much greater than that of any other striking modification of structure; for it can be shown that some insects and other articulate animals in a state of nature occasionally become sterile; and if such insects had been social, and it had been profitable to the community that a number should have been annually born capable of work, but incapable of procreation, I can see no difficulty in this natural selection. (DARWIN, 1859, p.236).

Furthermore, in *The Descent of Man* (1871), Darwin used the idea of the group as the unit of selection again, this time to address the evolution of moral faculties.

It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each individual man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one tribe over another. There can be no doubt that a tribe including many members who, from possessing in a high degree the spirit of patriotism, fidelity, obedience, courage, and sympathy, were always ready to give aid to each other and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection (DARWIN, 1871, p.166).

Even though Darwin did not use the term “group selection”, these passages illustrate the author’s commitment with the idea that selection acts on higher levels than the individual in his main works (DARWIN, 1859, p.285; DARWIN, 1871, p.159).

On the other hand, the principle of kin selection, also known as inclusive fitness theory, was first addressed by Fisher (1930) and J. B. S Haldane (1932, *apud* WILSON, E.O., 1975a) as a result of genetical calculations that, years later, were theoretically popularized by W. D. Hamilton (in 1964) showing the relevance of kinship to the evolution of social behavior (FISHER, 1930). Kin selection theory holds that a gene can be positively selected if it has an effect on the fitness of related individuals (HAMILTON, 1964a, 1964b; WADE, 1980; THOMPSON, 2006). This theory is based on the concept of inclusive fitness, *i. e.*, the sum of an individual’s direct and indirect fitness (FOSTER et al., 2006).

For Wilson, interdemic selection – which he considered one type of group selection – was unlikely to exist because of the very narrow requisites for it to occur: the presence of large metapopulations and a high rate of group extinction, for example (WILSON, E.O., 1973).

Recently Levins and Boorman and Levitt constructed the first formal models of interdemic selection. Their results suggest that the significant increase of a Wynne-Edwards altruist gene is possible but improbable under most conceivable circumstances. The metapopulation must pass through a narrow "window" framed by strict parameter values: steeply descending extinction functions, high extinction rates comparable in magnitude (in populations per generation) to the opposing individual selection (in individuals per population per generation), and the existence of large metapopulations (WILSON, E.O., 1973, p.637).

Interdemic selection is therefore least likely to operate in the stable populations in which social behavior is most highly developed. The theory, in short, militates against many of the cases urged by Wynne-Edwards and some others as paradigms of altruistic "social conventions" (WILSON, E.O., 1973, p.638).

This positioning was common among mainstream evolutionary biologist during the 1960s and 1970s, when group selection was considered a mistaken way to do biology (BORRELLO, 2005). Therefore, Wilson always pointed to kin selection in order to explain the evolution of the highest level of sociality in animals, *i. e.* eusociality (WILSON, E.O., 1975a), whereas the individual or gene level of selection was his choice to explain the evolution of social behavior in humans.

Despite the controversy over *Sociobiology*, Wilson continued to study and write about the evolution of human social behavior, publishing in 1978 the book *On Human Nature* (1978). It dedicates nine chapters to discuss human behavior, which called attention both from the scientific community and the general public. In this work, Wilson expanded his ideas on the sociobiological foundations of human nature and continued to focus on the role of genes in the determination of human behaviors. He continued to defend the relevance of kin selection in different species, with examples like the following:

How then altruism persist? In the case of social insects, there is no doubt at all. Natural selection has been broadened to include kin selection. The self-sacrificing termite soldier protects the rest of its colony, including the queen and king, its parents. As a result, the soldier's more fertile brothers and sisters flourish, and through them the altruistic genes are multiplied by a greater production of nephews and nieces. (WILSON, E.O., 1978, p.153).

However, there was not a profound discussion regarding levels of selection and the expression “group selection” – rather than the expression mostly used by Wilson, “interdemic selection” – was employed only once, when Wilson debated three hypotheses for the evolution of cultural traditions of warfare in primitive societies (p. 112), or the origins of religion (p. 186-187).

After the publication of *On Human Nature*, Wilson moved away from the study of the human species and, apparently, abandoned human sociobiology as a research subject. During the following years, he published several books, mostly related to biodiversity and the evolution of social insects, debating the issue of levels of selection only when he discussed the evolution of a social trait. However, in the beginning of 2000’s, Wilson approached the issue of levels of selection (WILSON, E.O.; HÖLDOBLER, 2005) again and surprised the scientific community with the publication of the paper “Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology” (WILSON, E.O.; WILSON, D.S. 2007), in association with the evolutionary biologist David Sloan Wilson, a prominent supporter of the multilevel selection theory (WILSON, E.O.; SOBER, 1994). The basic intention of “Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology” is to defend the need of reviewing key concepts in sociobiology, including those related to the levels of selection. There is a clear defense of the inclusion of multilevel selection theory and the importance of group selection in the explanation of the evolution of sociality in social insects and, also, in the analysis of human evolution. Surprisingly, E. O. Wilson radically changed his positioning regarding levels of selection and started to argue for group selection as an important evolutionary force in human evolution.

A key event in early human evolution was a form of guarded egalitarianism that made it difficult for some individuals to dominate others within their own group (Bingham 1999; Boehm 1999). Suppressing fitness differences within groups made it possible for between-group selection to become a powerful evolutionary force (WILSON, E.O.; WILSON, D.S., 2007, p. 343).

Group selection is an important force in human evolution in part because cultural processes have a way of creating phenotypic variation among groups, even when they are composed of large numbers of unrelated individuals (WILSON, E.O.; WILSON, D.S., 2007, p.343).

This significant change in Wilson’s position concerning the levels of selection continued to be presented in a further article published in *Nature*, entitled “The Evolution of Eusociality” (NOWAK et al., 2010), which once more surprised evolutionary biologists. In association with Martin A. Nowak and Corina E. Tarnita, Wilson rejected

the idea that kin selection has an important value in explaining the evolution of eusociality in insects. In the supplementary information section of this paper, Nowak et al. (2010) compared both natural selection – based on direct fitness – and kin selection – based on inclusive fitness – regarding their explanatory and predictive powers. Their conclusion defended the action of natural selection at multiple levels. They also pointed out that kin selection did not offer any new insight in explaining the natural world. According to Wilson and his co-authors, natural selection would explicate and predict the majority of phenomena (including those explained by kin selection), meanwhile kin selection explains only specific cases in narrow situations. Moreover, the authors affirmed that calculating inclusive fitness is more cumbersome than calculating standard direct fitness. Further, the conditions necessary for kin selection to occur would be extremely narrow (such as weak selection and specific population structures). Hence, Nowak et al. (2010) cast doubt on kin selection, and consider it of little value to explain the evolution of social traits.

We fail to see the point in insisting to assign explanatory power to a theory which from a modeling perspective fails to cover the majority of cases (and where it does, it makes the same predictions and as natural selection) and which moreover has limited support in empirical world (NOWAK et al., 2010, p.3, supplement).

As an alternative to kin selection theory, Nowak et al. (2010) proposed a new model to explain the evolution of eusociality, supporting the idea that multilevel selection is an important evolutionary force in evolution. According to this model, eusociality would be the result of a series of stages and the last one would be “between-colony selection”, *i.e.* group selection.

As it happened with the 2007 paper, Wilson encountered stiff criticism considering that kin selection theory was one of the central pillars of sociobiology since its origins. One of the most significant critiques turned up as a letter of response to *Nature* in 2011. This document was signed by more than 100 authors who contested Wilson’s change in positioning regarding the role of kin selection as a theoretical endeavor used to explain the evolution of eusociality. Eusociality was not only one of the most studied phenomena by sociobiology, but also its evolution was frequently explained by means of kin selection, based on the concept of inclusive fitness (EBERHARD, 1975; VEHRENCAMP, 1979; ANDERSON, 1984).

The signatories of the letter stated that Nowak, Tarnita and Wilson's arguments on their 2010 paper were "based upon a misunderstanding of evolutionary theory and a misrepresentation of the empirical literature" (ABBOT et al., 2011). Abbot et al. (2011) dispute Wilson and colleagues' comparison between natural selection and inclusive fitness theory and state that Hamilton, in the original formulation of this theory, does not assume narrow conditions for it to occur. However, the main argument of this letter is surely the defense for the body of empirical work that supports inclusive fitness theory. The authors presented two tables which pointed to the vast empirical data that shows the importance of inclusive fitness theory as an important theoretical basis to the study of animal behavior. The lists presented a range of social behaviors (such as altruism, cannibalism or policing) that were understood and elucidated using the theory of inclusive fitness as theoretical foundation, either in correlational, experimental or theory-data studies. Thereafter, Abbot et al. (2011) accused Nowak et al. (2010) of overlooking and neglecting the literature that present these data.

It is not clear how Nowak et al. (2010) can characterize such quantifiable success as "meagre". Their conclusions are based upon a discussion in the Supplementary Information of just three papers (by authors who disagree with the interpretations of Nowak *et al.* (2010), out of an empirical literature of thousands of research articles. This would seem to indicate a failure to engage seriously with the body of work that they recommend we abandon. (ABBOT et al. 2011, p. E1).

Wilson's second book on human social behavior, *The Social Conquest of Earth* (WILSON, E.O., 2012), reached the scientific community in the peak of the controversy about kin selection raised by his 2010 paper in *Nature* (with Nowak and Tarnita). The book approaches many issues that were discussed in *Sociobiology* and *On Human Nature*, regarding eusocial insects and human social behavior, but from a very different perspective. For example, Wilson recalled the new model for the evolution of eusocial insects published in *Nature* and rejected the application of kin selection as a useful evolutionary force (WILSON, E.O., 2012, p.170). The use of Paul Gauguin's renowned painting "Where Do We Come From? What Are We? Where Are We Going?" as the original book cover in some way announces Wilson's renewed interest in the human nature issue. It was a good choice for a cover, since *The Social Conquest of Earth* synthesized Wilson's new positioning regarding the nature of the human condition, using group selection as an important factor in the evolution of human social traits such as altruism and morality. These changes in Wilson's position regarding the levels of

biological hierarchy at which natural selection acts in the evolution of social behaviors modified his attitude toward human evolution.

Historically, both *On Human Nature* and *The Social Conquest of Earth* were important works, which offered significant contributions for an evolutionary approach to the study of human behavior. Moreover, both works were influential and controversial beyond the limits of the scientific community, attracting broader audiences to the issue of human behavior, considered from an evolutionary perspective. Their focus on human nature and human behavior attracted the general public. Within this historical framework, this research seeks to compare these two works.

The comparison is centered on three main topics, which summarize key differences in Wilson's evolutionary thought between 1978 and 2012. Firstly, we will consider Wilson's changing views concerning the evolution of human sociality. Secondly, we will focus on the change in Wilson's ideas on the evolution of altruism. Finally, we will consider how Wilson modified his view on group selection and multilevel selection between the books. This last question will be the central topic of this paper.

3. ON HUMAN NATURE

Published in 1978, *On Human Nature* continued to attract even more visibility to the sociobiological discussion about human behavior, adding new elements to the controversy that had begun in *Sociobiology* three years before. The main proposition of this work was to change the scientific approach to human social behavior, arguing that themes like gender, religion, cooperation, and aggression should be studied as products of natural selection, since our brains –upon which those features depend- evolved by this process.¹⁹ Hence, Wilson begins the book by suggesting the inclusion of an evolutionary perspective into the scientific study of the human condition. However, Wilson's most provocative topic was not this defense, whose historical origins can be traced back to the very beginning of evolutionary thought (for instance, to the very work of Darwin). Throughout the book, Wilson continuously defended the idea that most of human behavior is genetically determined. Along with the argument that human behavior had large hereditary components, the author presented an adaptationist view of human behavior to past environments as the appropriate evolutionary approach for understanding the biological nature of the human condition.

In chapter four, called Emergence, Wilson presented an explanation for the origin of sociality in humans. He recalled the *autocatalysis model* (originally presented in

Sociobiology) as a foundation to explain the evolution of sociality. According to Wilson, autocatalysis means “[...] any process that increases in speed according to the amount of the product” (WILSON, E.O., 1978, p. 84). Applying this model to the evolution of human sociality, he suggested that early hominids walked erect and began to spend more time on the ground. As a result, their hands started to be free, allowing the use of the hands to fabricate tools, which in turn allowed a more sophisticated intelligence that, consequently, permitted the expansion of culture. Although Wilson’s brief discussion about the level(s) at which selection operates in this process, he states that human social evolution happened through a *dual track of inheritance*: cultural (by means of Lamarckian evolution) and biological (by means of Darwinian evolution).

The only mention to the level of selection acting in the evolution of sociality in humans appears when Wilson defends a *dual track of evolution* of the trait. According to the author, the dual track in the evolution of sociality consists in “genetic evolution by natural selection” (WILSON, E.O., 1978, p.85) which allowed the use of culture, and cultural evolution itself, which provided a higher genetic fitness to those individuals belonging to groups in which culture was more developed. Thus, Wilson’s *autocatalysis model* to explain the evolution of human sociality required natural selection at the level of the individual, allowing the use and expansion of culture in human groups.

After the discussion about selection at higher levels by Charles Darwin in *On The Origin Of Species* (1859) and *The Descent of Man* (1871), other authors continued to discuss the possibility of natural selection acting on higher levels, although they approached the same theme with different perspectives (KROPOTKIN, [1902]2012; EMERSON, 1939; WYNNE-EDWARDS, [1962]1967). However, after the seminal critique by George C. Williams about of group selection, this theory was seen as a mistaken approach to understand evolution (WILLIAMS, [1966]1996; BORRELLO, 2010).

During the 1960s and 1970s, most scientists preferred not to discuss selection at the level of the group, or simply rejected it, proposing alternative ways to explain the evolution of cooperation, altruism and social behavior. Not surprisingly, the gene level was the preferred at that time. During the 1960s and 1970s, the acquisition of new knowledge about DNA and the role of genes contributed to the fact that most evolutionary biologists focused on genes when trying to explain the evolution of the traits they were studying.

But some of these traits, such as cooperation, remained controversial for evolutionary biologists, since it was difficult to explain their evolutionary origins by means of natural selection operating at the level of the individual or the gene. How could a trait that decreases the fitness of the individual continue to evolve? How did we become a cooperative species? May the answer be group selection? Wilson discussed the origin of this trait by referring to the autocatalysis model for human social evolution, claiming that cooperation started to be selected during hunting. However, he did not make the discussion about the operation of natural selection in this process clear and, thus, the question about levels of selection remained obscure.

The evolution of altruism is another controversial topic that deserves attention in the multilevel selection debate among the biological and social sciences. Edward O. Wilson dedicated one chapter in *On Human Nature* to the discussion of this topic. One important difference between Wilson's ideas regarding the evolution of altruism in *On Human Nature* and *The Social Conquest of Earth* is that in the first book he introduced the distinction between two types of altruism: *hard-core* and *soft-core* altruism. But he abandoned this distinction in his future publications. According to Wilson, *hard-core altruism* is observable in the behavior of termites and honeybees, for instance, where the altruistic behavior is not associated with a social contract or desire of reciprocation. This form of altruism, as it was explained in *On Human Nature*, consisted on "a set of responses relatively unaffected by social reward or punishment", and was likely "to have evolved through kin selection or natural selection operating on entire, competing family or tribal units." (WILSON, E.O., 1978, p.155). In turn, *soft-core altruism* is considered selfish. In Wilson's own words, the *soft-core altruist* "expects reciprocation from society for himself or his closest relatives"¹¹. In this case, the individual reduces its own fitness expecting a mutual altruistic action or benefit and thus, expects to increase its fitness.

Wilson's discussion about the levels at which natural selection operates in both types of altruism is not clear in this topic. He initially argues for kin selection as the evolutionary force that drove the appearance of *hard-core altruism* in social insects. As in the aforementioned discussion about the evolution of cooperation, the author does not seem precise in his argument, claiming that altruism could also have evolved by natural selection operating on tribal divisions or families (WILSON, E.O., 1978). However, Wilson did not use the term "group" to talk about the unit at which natural selection could operate in this case. Although group selection was a common issue when evolution of cooperative traits was debated, the author of *On Human Nature* did not discuss this level

of selection when dealing with the evolution of altruism. In fact, his positioning is a good example of a common attitude of mainstream evolutionary biologists from the mid-1960s to the 1980s, when a serious discussion of group selection was avoided in almost every evolutionary biology research. Yet on levels of selection, Wilson made it clear that human altruism is mainly soft and that it evolves by natural selection at the level of the individual.

4. THE SOCIAL CONQUEST OF EARTH

Unquestionably, *The Social Conquest of Earth* can be understood as a result of Wilson's new positioning about levels of selection and human social behavior. His new ideas concerning those topics differ in a lot of ways from those expressed in *On Human Nature*, and in fact it is difficult to find any similarities between the two books with regard to the evolution of sociality in humans and the evolution of altruism. These differences are reasonable, though, since there was an interval of 34 years since the publication of *On Human Nature* in 1978 and the publication of *The Social Conquest of Earth*. During this period of time, a great deal of new research on evolutionary biology and sociobiology was carried out. However, Wilson's change in positioning – especially concerning levels of selection – profoundly surprised the scientific community and put him under a lot of criticism.

Another interesting point about *Social Conquest* is that Wilson preferred to exclude some polemical debates that had previously appeared in his 1978 book. For instance, in 1978 Wilson reserved an entire chapter to discuss the evolution of sex, following authors like Steven Goldberg (GOLDBERG, 1975) and Marvin Harris (HARRIS, 1977) in the exposition of some ideas that somehow legitimated the biological inevitability of “universal male dominance” (WILSON, E.O., 1978, p. 128) in the human species (WILSON, E.O., 1978). Moreover, he also gave support to speculations about the evolutionary origin of cultural traits such as women being “commonly treated by men as a limiting resource and hence as valued property”, and thence being the “beneficiaries of hypergamy, the practice of marrying upward in social position” (WILSON, E.O., 1978, p. 126). Not surprisingly, these ideas were the target of some of the hardest criticisms in Wilson's career during the 1970s (MASTERS, 1979). In his 2012 book, he excluded any mention of the debate about gender when discussing the human condition.

In turn, Wilson does not neglect the debate about the evolutionary origin of sociality in humans and comes up with a different way to approach the topic, compared with the ideas on the same subject that he had defended during the 1970s. First, Wilson

now uses the term *eusociality* – a neologism he had introduced during the 1970s with a restricted meaning, referring only to the “truly” social insects (OSTER; WILSON, E.O., 1978) – to discuss human complex social behavior. In *The Social Conquest*, Wilson suggests that human societies achieved eusociality through a series of adaptations to past environments, which he calls *preadaptations*.

According to Wilson, preadaptations could be seen as “evolutionary steps” toward a trait. These preadaptations differ from regular adaptations in the sense that they evolved in past environments and not for the final purpose of the trait itself.

Overall, it seems now possible to draw a reasonably good explanation of why the human condition is a singularity, why the likes of it has occurred only once and took so long in coming. The reason is simply the extreme improbability of the preadaptations necessary for it to occur at all. Each of these evolutionary steps has been a full-blown adaptation in its own right (WILSON, E.O., 2012, p. 45).

For instance, the first preadaptation for the evolution of eusociality in humans was the conquest of the land. At the time it was achieved, it was an adaptation of the first tetrapod.

The first preadaptation was existence on the land. Progress in technology beyond knapped stones and wooden shafts requires fire. No porpoise or octopus, no matter how brilliant, can ever invent a billows and forge (WILSON, E.O., 2012, p. 45).

However, this step was crucial to the subsequent achievement of eusociality in humans (WILSON, E.O., 1996). Other preadaptations considered by Wilson include: a large body size (which could allow for a larger brain and consequently for complex behaviors) and the use of grasping hands (which resulted from the development of bipedalism and the concomitant freedom of the hands).

To use such hands and fingers effectively, candidate species on the path to eusociality had to free them from locomotion in order to manipulate objects easily and skillfully. That was accomplished early by the first prehomínids who, as far back as when our presumed ancient forebear *Ardipithecus* (WILSON, E.O., 2012, p. 46).

In addition, Wilson comes up with new preadaptations that contributed to the evolution of human eusociality. The first one was the inclusion of meat in the diet, an important source of protein achieved either by scavenging or from hunted animals. Cooperative hunting, achieved later in human “evolutionary maze”, contributed to the formation of highly organized groups. At this point, Wilson argues for one of the most

important topics from this new publication, in relation to the evolution of human social behavior: he seeks to discuss the importance of a large brain in the achievement of highly complex behavior. The evolution of a large brain – proportional to body size – led to the control of fire, permitting the cooking of meat. Highly organized groups, controlled fire and cooked meat led to the agglomeration of small groups on temporary campsites. Finally, these campsites made possible the persistence of a protected nest, considered by Wilson as the major contributor to the origin of eusociality in humans.

The *protected-nest principle* appeared first in Wilson's paper "The Evolution of Eusociality" (2010), in association with Nowak and Tarnita, where the authors proposed an alternative theory to the evolution of eusocial insects. Later, in *The Social Conquest*, the *protected-nest* concept from the 2010 paper is extended and applied to the evolution of eusociality in humans, becoming the key component in Wilson's new explanation for the evolution of this trait.

Nevertheless, it is important to notice the central shift in Wilson's argument in comparison to his discourse in the 1970s. The topic in question is the level at which natural selection acts in the evolution of animal behavior. Chapter 18 is dedicated to this dispute in its entirety.

In this section, Wilson narrates his initial contact with the theory of kin selection. He reminds the reader that he was not only an advocate of this theory during the 1970s, but he also helped to formulate a new discipline – sociobiology – which had kin selection as one of its most important theoretical foundations. The field of sociobiology was inspired by this theory and helped it to have a prominent visibility in evolutionary biology. This scenario changed when Wilson presented his audience the amount of reasons for his actual rejection of kin selection based on inclusive fitness. The reasons vary from the difficulty of defining the r component of the inequality $rb > c$ to the scarcity of eusociality in the natural world (despite the vast number of clonal or haplodiploid species).

I thought it past time to ask, what did inclusive fitness theory achieve in the explanation of altruism and altruism-based societies during three decades as the reigning paradigm of genetic social evolution? It stimulated measures of pedigree kinship and made them routine in sociobiology (WILSON, E.O., 2012, p. 172).

Yet, it is important to mention another shift in Wilson's positioning in comparison to *On Human Nature* with regard to the nature of human behavior. In his earlier book, Wilson defended that most of human behavior is genetically based and adaptive, since it

is shaped by natural selection. In *The Social Conquest*, although he keeps defending that human behavior is “ultimately biological”, he slightly changes his positioning adopting a more plural perspective on human behavior:

I believe that ample evidence, arising from multiple branches of learning in the sciences and humanities, allows a clear definition of human nature. But before suggesting it, let me first explain what it is not. Human nature is not the genes underlying it (WILSON, E.O., 2012, p. 192).

Altruism is also discussed in the new book, but to a lesser extent than it had been previously addressed in *On Human Nature*, where Wilson devoted an entire chapter to discuss the evolution of altruism in human societies. However, along the whole book, he addresses the issue and also makes claims about the levels of selection at which this trait evolved. The main difference between the old and the new approach to human altruism is that in 1978 Wilson accepts a gene-based altruism. In contrast, in 2012 Wilson defends that natural selection acts at the level of the group in the evolution of altruism and does not mention gene-level selection. Wilson also explains that group selection prevails over natural selection at the level of the individual when the rate of extinction of those groups that do not have altruistic genes is very high.

Furthermore, Wilson argues that altruism and cooperation originated in human prehistory as a result of group selection operating on human innate responses. The evolution of altruism is now linked to a supposed innate desire to detect and punish cheaters. It means that social contracts are deeply linked to the evolution of altruism in humans. Wilson’s conclusion about the evolution of cooperative behaviors includes the defense of group selection as the force that originated the trait: “More importantly, group selection is clearly the process responsible for advanced social behavior” (WILSON, E.O., 2012, p. 289).

5. CONCLUSIONS

The controversy about the nature of the human condition has been under discussion by Edward O. Wilson for more than forty years. His early publications on this topic, including *On Human Nature*, transmitted a clear message both to the scientific community and the general public: human behavior is mostly adaptive and genetically based. Thus, the famous sentence “genes hold culture on a leash” (WILSON, E.O., 1978) frames in a very precise way Wilson’s arguments in the 1970s about the role of natural selection and genes on the evolution of social behavior in humans. His defense of the

existence of genes for certain complex human features such as creativity and homosexuality and the suggestion of a genetically-based social organization gave Wilson and sociobiology the reputation of biological determinism, and many critics argued that sociobiology contributed to the legitimation of the *status quo* (GOULD, 1977; ALPER et al., 1979). In *On Human Nature*, the role of culture is constantly remembered, but at the same time it is reduced to a secondary role as an evolutionary agent, always overpowered and constrained by biological evolution.

Although Wilson does not discuss levels of selection in *On Human Nature*, his rejection of higher levels of selection can be perceived, in a similar way to his earlier publications that addressed the issue (WILSON, E.O., 1973, 1978). During the 1970s, this debate was neglected and group selection is not considered as an important evolutionary force when Wilson discusses topics such as the evolution of altruism and cooperation. Instead, the author preferred to use kin selection as a plausible mechanism of evolution to explain the evolution of social traits.

In 2012 Wilson presents a completely new argument in relation to the level at which natural selection acts in the evolution of human social organization and behavior, *i.e.* *The Social Conquest of Earth* continues Wilson, Nowak and Tarnita's new approach to the evolution of eusociality in insects, although the author clearly focuses on the debate in respect to human nature. The last chapter, which contains the main conclusions, does not even mention the evolution of eusocial insects. Another significant difference between *On Human Nature* and *The Social Conquest of Earth* is the different approach to the role of multilevel selection as an evolutionary force. On the contrary, in his present view, Wilson considers group selection as the main process that led to the evolution of complex social behavior. Besides, the author that once considered kin selection theory based on inclusive fitness as a significant evolutionary force in human evolution, now widely rejects it in his 2012 book.

Thus, the core of the controversy over the work of Edward O. Wilson changed along the decades that separate the two books, from Wilson's biological determinist approach in *On Human Nature* to the debate on levels of selection in *The Social Conquest of the Earth*. It appears that the most prominent difference from both books is Wilson's change in argumentation from a focus based on kin selection theory to a prominent defense of group selection as an important evolutionary force.

6. REFERENCES

- ABBOT, P. et al. Inclusive Fitness Theory and Eusociality. **Nature**. v. 471 (7339), p. E1-E4, 2011.
- ALPER, J. et al. "The Politics of Sociobiology," The New York Review of Books, 26(9), May 31. Available at: <http://www.nybooks.com/articles/7782> [Accessed September 14, 2016], 1979.
- ANDERSON, M. The evolution of eusociality. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, n. 1, p. 165-189, 1984.
- BECKWITH, J. R. Making genes, making waves: A social activist in science. **Harvard University Press**, 2009.
- BORRELLO, M. E. The rise, fall and resurrection of group selection. **Endeavour**, v. 29, n. 1, p. 43-47, 2005.
- BORRELLO, M. E. **Evolutionary Restraints: The Contentious History of Group Selection**. The University of Chicago Press, 2010.
- DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.
- DARWIN, C. **The descent of man, and selection in relation to sex**. London: John Murray, 1871.
- EBERHARD, M. J. W. The evolution of social behavior by kin selection. **The Quarterly Review of Biology**, v. 50, n. 1, p. 1-33, 1975.
- FISHER, R. A. **The genetical theory of natural selection**. Clarendon Press. Oxford, 1930.
- FOSTER, K. R.; WENSELEERS, T.; RATNIEKS, Francis LW. Kin selection is the key to altruism. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 2, p. 57-60, 2006.
- GOLDBERG, S. Response to Leacock and Livingstone. **American Anthropologist**, v. 77, n. 1, p. 69-73, 1975.
- WILSON, E. O. **Sociobiology**. Harvard University Press, 1975a.
- WILSON, E. O. The prospects for a unified sociobiology. **American scientist**, v. 59, n. 4, p. 400-403, 1971.
- WILSON, E. O. Some central problems of sociobiology. **Information (International Social Science Council)**, v. 14, n. 6, p. 5-18, 1975b.
- HARRIS, M. Why men dominate women. **New York Times Magazine**, v. 46, p. 115-123, 1977.

- PEREZ, M. Evolutionary activism: Stephen Jay Gould, the New Left and sociobiology. **Endeavour**, v. 37, n. 2, p. 104-111, 2013.
- GOULD, S. J. **Ever Since Darwin**. W. W. Norton and Company. New York, 1977
- GOULD, S. Jay. Sociobiology: the art of storytelling. **New Scientist**, v. 80, n. 1129, p. 530-33, 1978.
- LEWONTIN, R. C.; ROSE, S.; KAMIN, L. J. **Not in our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature**. 1984.
- WILSON, E. O. Group selection and its significance for ecology. **Bioscience**, v. 23, n. 11, p. 631-638, 1973.
- RUSE, M. Charles Darwin and group selection. **Annals of science**, v. 37, n. 6, p. 615-630, 1980.
- HALDANE, J. B. S., 1932 The causes of evolution. **Harper's, New York, NY**, 1990.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **Journal of theoretical biology**, v. 7, n. 1, p. 1-52, 1964.
- THOMPSON, G. J. Kin selection in disguise? **Insectes Sociaux**, v. 53, n. 4, p. 496-497, 2006.
- WADE, M. J. An experimental study of kin selection. **Evolution**, p. 844-855, 1980.
- WILSON, E. O. **On Human Nature**. Harvard University Press, 1978.
- WILSON, E. O. **The Social Conquest of Earth**. W. W. Norton & Company, 2012
- WILSON, D. S., SOBER, E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. **Behavioral and brain sciences**, v. 17, n.4, p. 585-608, 1994.
- WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. **The Quarterly review of biology**, v. 82, n. 4, p. 327-348, 2007.
- WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 38, p. 13367-13371, 2005.
- NOWAK, M. A.; TARNITA, C, E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1057-1062, 2010.
- VEHRENCAMP, S. L. The roles of individual, kin, and group selection in the evolution of sociality. In: **Social behavior and communication**. Springer US, 1979. p. 351-394.
- KROPOTKIN, P. **Mutual aid: A Factor of Evolution**. Courier Corporation, 2012.

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection**. Princeton University Press. 1996

EMERSON, A. E. Social coordination and the superorganism. **American Midland Naturalist**, v. 21, n. 1, p. 182-209, 1939.

WYNNE-EDWARDS, V. C. **Animal Dispersion in Relation to Social Behavior**. Oliver and Boyd. 1967

CAPÍTULO III

EDWARD O. WILSON E A CONTROVÉRSIA SOBRE UNIDADES DE SELEÇÃO: NOVAS PERSPECTIVAS SOBRE A SELEÇÃO NATURAL NO LIVRO *THE SUPERORGANISM*

RESUMO

Edward O. Wilson, amplamente conhecido por apoiar a teoria de seleção de parentes e por apresentar uma visão sobre a evolução centrada no gene desde a década de 1970, passou a apresentar novas perspectivas sobre a agência da seleção natural que contradizem suas ideias prévias, a partir do início dos anos 2000. O livro *The Superorganism* (2009) sistematiza suas novas opiniões a respeito da evolução da eusocialidade – uma das maiores questões de investigação sociobiologia. No presente trabalho, o livro *The Superorganism* é utilizado como principal objeto de análise para compreender as novas argumentações de E. O. Wilson, ao tempo em que os argumentos do autor em relação à seleção em múltiplos níveis são historicamente investigados.

Palavras-chave: seleção em múltiplos níveis, seleção de grupo, seleção de parentes, altruísmo, eusocialidade, sociobiologia.

1. INTRODUÇÃO

A teoria da evolução proposta por Charles Darwin, além de nos proporcionar um entendimento maior sobre a vida, ela, por si só, também é alvo de investigação para historiadores, filósofos e sociólogos da biologia. A discussão sobre os desacordos e contradições na comunidade de biólogos evolutivos se faz importante, na medida em que explora e coloca em evidência o caráter não-dogmático, flexível e socialmente contextualizado da biologia (assim como qualquer outra ciência). A discussão a respeito da natureza da ciência é indispensável. E, especificamente, no caso da biologia estas discussões se fazem importantes sobretudo, no próprio ambiente acadêmico dos biólogos, em que há uma deficiência da aprendizagem deste tema na formação do cientista (EL-HANI, 2006; BAGDONAS, 2014).

Na atualidade, um dos principais debates acadêmicos na biologia se refere ao modo e o *locus* de atuação da seleção natural (GOULD, 2002, p.12). Para o paleontólogo Stephen Jay Gould, o “longo argumento” proposto por Darwin em seu famigerado livro *On The Origin of Species* (1859) havia sido estruturado por três princípios: a *eficácia*, o

escopo e a *agência* (GOULD, 2002, p.12; EL-HANI; MEYER, 2005, p.79). O princípio da eficácia está relacionado à capacidade de a seleção natural não agir apenas de maneira negativa (de forma a extinguir as formas inaptas). O mecanismo proposto por Darwin também agiria positivamente, ou seja, seria capaz de produzir formas novas através de acumulação de efeitos positivos ao longo do tempo (GOULD, 2002, p. 14; EL-HANI; MEYER, 2005, p. 94). O princípio do *escopo* trata da possibilidade da seleção natural de extrapolar seu poder explicativo sobre as pequenas mudanças ao longo do tempo como, por exemplo, a variação no bico de um beija-flor em muitas gerações. Do mesmo modo, esta teoria pode ser estendida e aplicada à história macroevolutiva (GOULD, 2002, p. 15; EL-HANI; MEYER, 2005, p. 87). Já o princípio da *agência* se refere a qual nível hierárquico biológico a seleção natural opera. A este princípio, será dedicada uma discussão à parte neste texto.

As discussões acerca da unidade de seleção datam do início da formulação da teoria evolutiva darwinista (RUSE, 1980; BORRELLO, 2005; WADE et al., 2010; MARSHALL, 2011). No *On The Origin of Species*, Darwin não apenas propõe a seleção natural como mecanismo evolutivo, como também expõe os principais desafios à aceitação de sua teoria. Um deles está justamente associado à questão sobre qual nível hierárquico biológico estaria sujeito à ação da seleção natural. A teoria darwinista propunha que a seleção natural operaria majoritariamente em organismos individuais, e não em entidades de nível superior na hierarquia biológica, tais como populações ou grupos. Desta forma, surgem questionamentos sobre como a teoria darwinista explicaria a origem e manutenção de comportamentos que não conferem vantagem adaptativa ao organismo, como a cooperação, bem como a existência de castas estéreis em sociedades de insetos.

Estes questionamentos formam o que David Sloan Wilson e Edward O. Wilson (2007a) chamam de “o problema fundamental da vida social”. Reconhecendo o desafio enfrentado por sua teoria em face a estas questões, Darwin propôs que as mesmas pudessem ser respondidas, caso fosse levada em consideração a possibilidade de que a seleção natural também atuasse em níveis superiores da hierarquia biológica (DARWIN, 1859, p.236). Por exemplo, um comportamento altruísta que conferisse pouca ou nenhuma vantagem adaptativa a um indivíduo poderia ser selecionado caso conferisse vantagem adaptativa ao grupo. Desta maneira, a seleção natural, além de produzir adaptações no nível do indivíduo, também as produziria no nível do grupo. Surgiria,

assim, a ideia da seleção de grupo¹⁰. O mesmo raciocínio foi empregado pelo naturalista inglês a fim de explicar a origem e evolução da moralidade humana, no livro *The Descent of Man* (DARWIN, 1871, p.166).

It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each individual man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one tribe over another. There can be no doubt that a tribe including many members who, from possessing in a high degree the spirit of patriotism, fidelity, obedience, courage, and sympathy, were always ready to give aid to each other and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection (DARWIN, 1871, p.166).

Após as publicações darwinianas, outros trabalhos continuaram sendo produzidos com a ideia de que a seleção natural poderia agir em níveis acima do indivíduo (KROPOTKIN, [1902]2012; EMERSON, 1939; WYNN-EDWARDS, 1964). Durante a década de 1950, o protagonismo da biologia molecular tornou-se evidente (SCHEID et al., 2005; BORRELLO, 2010, p.130). Muitas pesquisas acerca de redes bioquímicas, metabolismo celular, bem sobre a estrutura da molécula de DNA foram produzidas neste período e chamaram a atenção da comunidade acadêmica de biólogos (WATSON; CRICK, 1953a, 1953b; TALALAY et al., 1958; MESELSON; STAHL, 1958). Nessas pesquisas, o foco usado pelos cientistas para explicar os processos biológicos encontrava-se em níveis abaixo do indivíduo. De maneira não surpreendente, a partir da década de 1960, as explicações a respeito da evolução de muitos comportamentos sociais se voltaram para o gene.

O livro *Adaptação e Seleção Natural* (1966), publicado pelo biólogo evolutivo inglês George C. Williams assim como o livro *O Gene Egoísta* (1976), do biólogo Richard Dawkins, facilitaram a concentração do interesse da biologia no nível molecular. Contudo, a principal contribuição destes trabalhos, certamente, foi a disseminação da ideia do gene como a principal unidade de seleção (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007a). Esta perspectiva foi intensamente criticada pelo paleontólogo e biólogo evolutivo Stephen Jay Gould na década de 1970 e, posteriormente, chamada por ele como um “erro fecundo de lógica” a respeito da evolução e seus mecanismos (GOULD, 2002, p.613). Devido às críticas de Gould, assim como de outros biólogos evolutivos na década de

¹⁰ A seleção de grupo, tal como conhecemos hoje, também era comumente chamada de seleção “interdêmica” ou “interpopulacional”.

1970, Williams e Dawkins, bem como seus trabalhos a respeito da evolução, foram caracterizados como “deterministas biológicos” e “gene-centristas” (LEWONTIN, 1984, p. 59; GOULD, 2002, p. 613).

A partir da década de 1960, a seleção de grupo tornou-se assunto pouco discutido na comunidade de biólogos evolutivos; considerado um exemplo de como não se fazer biologia (ALEXANDER, 1974; BORRELLO, 2005; WILSON, E.O.; WILSON, D.S. et al., 2007b; WILSON, D.S. et al., 2008; KRAMER; MEUNIER, 2016). A partir deste período, muitos trabalhos que usavam a expressão “seleção de grupo” foram recusados por usarem este termo, mas posteriormente aceitos ao apresentarem analogias à teoria sem mencionar o nome da mesma (WILSON, D.S.; WILSON, E.O., 2007b; BORRELLO, 2005).

Se antes a teoria da seleção de grupo era utilizada para tratar da evolução do comportamento social, ela fatalmente perdeu seu posto, fornecendo espaço para a proposição de outras teorias alternativas (HAMILTON, 1964a; 1964b; SMITH, 1964; TRIVERS, 1971; DAWKINS, [1976]1990). Neste cenário, tornou-se notável a teoria de seleção de parentes, com base no conceito da aptidão inclusiva. Proposta pelo biólogo inglês William Donald Hamilton, em 1964, em uma série de dois artigos, a teoria de seleção de parentes sugeria que a unidade de seleção fosse o grupo familiar e não o indivíduo ou o grupo de indivíduos não aparentados, como havia sido proposto por teóricos anteriores (HAMILTON, 1964a; HAMILTON, 1964b). Para Hamilton, a análise sobre o papel do parentesco no processo evolutivo seria a peça chave na resolução das investigações sobre a evolução da socialidade (SMITH, 2000, p.129).

Esta teoria também conferiu respaldo à visão gene-centrista da evolução, uma vez que seu poder explicativo atribuía grande papel aos genes. A teoria de seleção de parentes exclui a ideia de aptidão individual para sugerir o conceito de aptidão inclusiva. Esta teoria, portanto, levava em conta o efeito das ações de um indivíduo em sua própria aptidão como também o efeito de suas ações à aptidão de seus parentes (WILSON, 1971, p.328). O indivíduo altruísta, mesmo perdendo parte de sua aptidão com a ação altruísta, estaria promovendo a maximização de sua aptidão inclusiva ao garantir que uma parte de seus genes também fosse disseminada nas próximas gerações através de seus parentes. Esta teoria prevê que comportamentos cooperativos e altruístas são mais frequentemente encontrados em grupos de indivíduos muito aparentados, uma vez que indivíduos muito aparentados entre si compartilham mais genes do que indivíduos pouco aparentados (NOWAK, 2006). Assim, não seria surpreendente chegar à conclusão que a maioria das

peças arriscaria a vida a fim de salvar um irmão jogando-se em um rio, mas não faria o mesmo para salvar um estranho (HAMILTON, 1964b; NOWAK, 2006). Sendo assim, a teoria hamiltoniana levava ao raciocínio que, posteriormente, seria desenvolvido por Dawkins: morre-se o corpo, mas ficam os genes (WILSON, E.O., 1994, p.317). Por isso, a teoria de Hamilton também pode ser interpretada como uma das principais colaboradoras na construção do raciocínio gene-centrista (SEGERSTRALE, 2000, p.57; HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.26).

A aceitação da teoria de seleção de parentes tornou-se próxima a um consenso dentre os biólogos evolutivos por muitos anos (WILSON, E.O., 2014). Um dos grandes responsáveis pela popularização da teoria foi o livro *Sociobiology*, de autoria do biólogo Edward O. Wilson (1975). À época, um conhecido nome nas investigações acerca da biogeografia e do comportamento social de formigas, Wilson propôs a criação de uma nova área da biologia evolutiva, a sociobiologia, que reformularia as bases teóricas das ciências sociais e, assim, poderia integrá-las à biologia (WILSON, E.O., 1975, p.4). Ao sair de sua área de atuação, a mirmecologia, E. O. Wilson arriscou ao publicar o *Sociobiology* como uma espécie de enciclopédia sobre o comportamento social em todos os grupos taxonômicos em que esta característica se encontrava: desde microrganismos coloniais, passando pelos insetos sociais, vertebrados e, por fim, a espécie humana.

Wilson se propôs a levantar as discussões mais atuais e relevantes sobre a evolução, fisiologia e genética do comportamento social de inúmeras espécies. Nesta proposta, se fez notável a utilização da seleção de parentes como principal aporte teórico em sua obra. No primeiro capítulo do *Sociobiology* – sessão em que o autor apresenta ao leitor uma nova área da biologia – Wilson indicou: “*kinship plays an important role in group structure and probably served as a chief generative force of sociality in the first place*” (WILSON, E.O., 1975, p.4).

A teoria de seleção de parentes mostrou-se latente nas explicações do autor ao longo do *Sociobiology*. Wilson utilizou a teoria a fim de explicar a evolução e manutenção de diversos comportamentos, tais como: altruísmo em sociedades de insetos (WILSON, E.O., 1975, p.121), vocalização de alerta em vertebrados, (WILSON, E.O.,1975, p.123), impalatabilidade em lepidópteros (WILSON, E.O., 1975, p.124), conflito entre prole e genitores em mamíferos (WILSON, E.O., 1975, p.314), cooperação entre irmãos durante comportamento de corte em *Meleagris gallopavo*, eusocialidade (WILSON, E.O., 1975, p.415) e cuidado parental em aves (WILSON, E.O., 1975, p.449).

Dentre os comportamentos citados, destaca-se uma das questões centrais de

interesse do autor, a evolução de um comportamento praticamente restrito aos insetos sociais: a eusocialidade. Este comportamento, que é considerado o mais avançado nível de socialidade (WILSON, E.O., 1971, p.4; ANDERSON, 1984; WILSON, E.O.; HÖLLODOBLER, 2005), é caracterizado pela ocorrência de três fenômenos: o cuidado cooperativo da ninhada, a sobreposição de gerações de adultos e a presença de castas reprodutoras e castas estéreis (QUELER, 1989; GADAGKAR, 1990; FOSTER et al., 2006).

A eusocialidade é um comportamento raro em animais, porém muito frequente na ordem Hymenoptera (WILSON, E.O., 2005; FOSTER et al., 2006). Para investigar o porquê de este comportamento ser quase restrito a esta ordem, Wilson segue a lógica hamiltoniana que aponta como chave para compreender a origem e manutenção da organização eusocial as assimetrias de parentesco presentes nesta ordem devido ao sistema de determinação sexual apresentado. Na ordem Hymenoptera, o sexo dos indivíduos é determinado pelo sistema haplodiplóide, no qual óvulos fecundados dão origem às fêmeas enquanto óvulos não fecundados, dão origem aos machos (HAMILTON, 1964a; TRIVERS, 1971; WILSON, E.O., 1971, p.327; WILSON, E.O., 1975, p.415; TRIVERS; HARE, 1976; FOSTER et al., 2006).

Como consequência deste sistema incomum, Wilson seguiu a proposta de Hamilton e concluiu que irmãs possuem um grau de parentesco maior entre si ($r = \frac{3}{4}$), do que teriam em relação a sua própria prole ($r = \frac{1}{2}$ para filhos ou filhas)¹¹.

In balance, the Hamilton theory of insect sociality seems to me to be consistent with enough evidence, and to account uniquely for enough phenomena, to justify its provisional acceptance. What this means more precisely is that the factor of the haplodiploid bias should be taken into account in future evolutionary interpretations and as a guideline in planning some further empirical research (WILSON, E.O., 1971, p.344).

Logo, a ocorrência de castas estéreis no cuidado da ninhada seria explicada por esta lógica, uma vez que as fêmeas estariam maximizando sua aptidão inclusiva ao cuidar de irmãs ao invés de filhas (FOSTER et al., 2006). Ou seja, elas teriam mais genes sendo propagados nas próximas gerações através de suas irmãs do que através de suas filhas

¹¹ A teoria de seleção de parentes segue a famigerada “regra de Hamilton”, que é apresentada pela seguinte inequação: $r > c/b$. Nesta inequação, r é o coeficiente de parentesco entre os indivíduos envolvidos na ação, b se refere ao benefício (calculado em quantidade de prole) ao indivíduo que recebe a ação e c o custo (calculado em quantidade de prole) ao indivíduo que realiza a ação. Portanto, a teoria hamiltoniana prevê que a evolução de ações cooperativas e altruístas ocorre quando o coeficiente de parentesco é maior do que a razão entre o custo para quem coopera e o benefício para quem recebe a ação.

(WILSON, E.O., 1971, p.328; WILSON, E.O., 1975, p.415).

Em seus trabalhos da década de 1970, Wilson embasou sua argumentação através de evidências para diversas previsões feitas pela teoria, no que diz respeito à eusocialidade, tais como: fêmeas seriam mais altruístas em relação a suas irmãs ($r = 3/4$) do que seriam em relação a suas sobrinhas ($r = 3/8$) ou a seus irmãos ($r = 1/2$); machos apresentariam comportamento egoísta com maior frequência do que fêmeas; eusocialidade seria observada com maior frequência em grupos em que a haplodiploidia é observada como o sistema de determinação sexual (WILSON, E.O., 1971, p.328; WILSON, E.O., 1975, p.417). Wilson também utilizou a relação entre as assimetrias de parentesco produzidas pela haplodiploidia e a evolução de níveis mais altos de socialidade como provável condição pela ausência da organização eusocial em alguns vertebrados.

The fishes, amphibians, and reptiles are sophisticated in some of the elements of social organization but not in the ways the elements are assembled. In territoriality, courtship, and parental care, these cold-blooded vertebrates are the equal of mammals and birds, and various of their species have served as key paradigms in field and laboratory investigations. But for some reason, possibly lack of intelligence, they have not evolved cooperative nursery groups of the kind that constitute the building blocks of mammalian societies. For other reasons, possibly the lack of haplodiploid sex determination or the presence of the right ecological imperatives, they have not become altruistic enough to generate insectlike societies (WILSON, E.O., 1975, p.438).

Apesar da centralidade da teoria hamiltoniana na argumentação de Wilson durante a década de 1970, o autor apoiava a ideia de seleção em múltiplos níveis. Ou seja, o autor considerava que a seleção natural não operava em apenas um nível hierárquico biológico.

Love joins hate; aggression, fear; expansiveness, withdrawal; and so on; in blends designed not to promote the happiness and survival of the individual, but to favor the maximum transmission of the controlling genes. The ambivalences stem from counteracting pressures on the units of natural selection. (...) For the moment suffice it to note that what is good for the individual can be destructive to the family; what preserves the family can be harsh on both the individual and the tribe to which its family belongs; what promotes the tribe can weaken the family and destroy the individual; and so on upward through the permutations of levels of organization. Counteracting selection on these different units will result in certain genes being multiplied and fixed, others lost, and combinations of still others held in static proportions (WILSON, E.O., 1975, p.4).

Wilson abordou os níveis de seleção com maior profundidade no capítulo cinco, no qual discutiu seu posicionamento acerca da seleção de grupo e da evolução do altruísmo. Neste capítulo, o autor reconheceu os diferentes níveis de seleção e defendeu

a ocorrência de níveis crescentes de seleção (Fig.1). A expressão “seleção de grupo” hoje é considerada como a seleção natural com base na sobrevivência e reprodução diferencial entre grupos de organismos (FOSTER et al., 2006). Contudo, na década de 1970, Wilson considerava que havia dois tipos de seleção de grupo: a seleção de parentes e a seleção interdêmica (WILSON, E.O., 1973; WILSON, E.O., 1975, p.107), sendo a última, o que hoje entendemos por “seleção de grupo”.

Pure kin and pure interdemic selection are the two poles at the ends of a gradient of selection on ever enlarging nested sets of related individuals. They are sufficiently different to require different forms of mathematical models, and their outcomes are qualitatively different (WILSON, 1975, p.107).

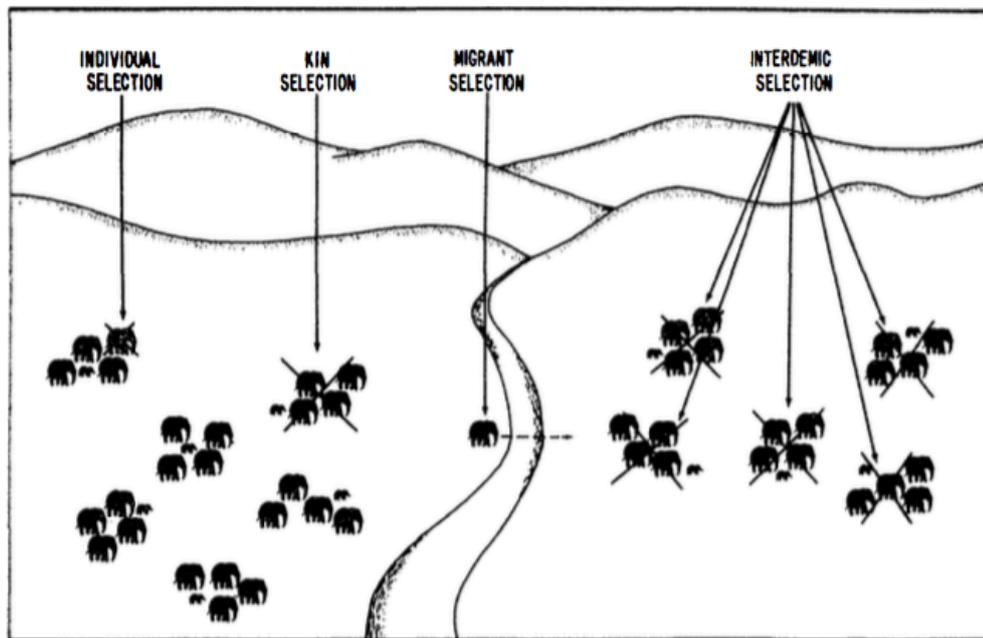


Fig.1: Apresentação dos níveis de seleção abordados no *Sociobiology*.
Fonte: Wilson, 1975, p.107.

Seu posicionamento em relação à teoria da seleção interdêmica era muito semelhante à de muitos biólogos do mesmo período. A argumentação comum à época se referia às poucas evidências empíricas a favor da seleção interdêmica, seu baixo poder preditivo e improbabilidade em superar a seleção de parentes (WILSON, E.O.; WILSON, D.S. 2007b). Além disso, muitas críticas se referiam a modelos que procuravam explicar as condições para a ocorrência da seleção de grupo (BOORMAN; LEVITT, 1973). Estes trabalhos consideravam as condições propostas pelos modelos demasiadamente limitadas e, portanto, seria muito improvável que a seleção interdêmica, efetivamente, ocorresse em condições naturais (WILLIAMS, [1966]1996, p.93; LEVIN; KILMER, 1974;

DARLINGTON, 1975). A argumentação de Wilson durante a década de 1970 não foi muito diferente. O autor avaliou modelos de seleção interdêmica, bem como trabalhos que defendiam a teoria. Durante a década de 1970, o posicionamento de Wilson acerca da teoria de seleção interdêmica esteve apoiado na improbabilidade das condições para ocorrência do mecanismo. Além disso, suas críticas à teoria também destacavam a ausência de fatores chave para compreensão, avaliação e consequente aceitação dos modelos, como, por exemplo, as taxas de extinção de grupo, a falha em não considerar os efeitos da seleção de parentes e o esclarecimento sobre o tamanho dos grupos que estavam sendo considerados nas modelagens (WILSON, E.O., 1973; WILSON, E.O., 1975, p.107).

Recently Levins and Boorman and Levitt constructed the first formal models of interdemic selection. Their results suggest that the significant increase of a Wynne-Edwards altruist gene is possible but improbable under most conceivable circumstances. The metapopulation must pass through a narrow "window" framed by strict parameter values: steeply descending extinction functions, high extinction rates comparable in magnitude (in populations per generation) to the opposing individual selection (in individuals per population per generation), and the existence of large metapopulations. Interdemic selection is therefore least likely to operate in the stable populations in which social behavior is most highly developed (WILSON, E.O., 1973, p.637).

Porém, é importante notar que Wilson não excluía integralmente a possibilidade de a seleção natural operar em níveis acima do indivíduo (SEGERSTRALE, 2000, p.132). A evolução da redução da virulência em parasitas é apontada por Wilson como um raro exemplo em que a seleção interdêmica foi documentada na literatura (WILSON, E.O., 1975, p.116). Além disso, o termo “*colony-level selection*”, ou seja, “seleção natural no nível da colônia” é empregado pelo autor durante sua narrativa a respeito da evolução das castas de insetos sociais e a otimização das especializações na colônia (WILSON, E.O., 1975, p.300).

The more specialized the castes become in evolution, the more entrenched they become, in the sense that they are more likely to be represented in the optimal mix regardless of long-term fluctuations in the environment. Here we have a peculiar theoretical result of colony-level selection, the opposite of individual-level selection. For in classical population genetic theory, which is based on individual selection, it is the generalized genotypes and species, and not the specialized ones, that are most likely to survive in the face of long-term fluctuation in the environment (WILSON, E.O., 1975, p.308).

Torna-se clara, portanto, a ambiguidade e imprecisão na argumentação do autor que, ora considerava a seleção entre grupos um mecanismo muito raro e improvável de

ocorrer, devido às condições ecológicas propostas pelos modelos, ora a utilizava como força evolutiva relevante. Além disso, chama atenção a omissão da expressão “seleção interdêmica” e a preferência pelo uso da locução “seleção no nível da colônia” no tratamento da seleção entre grupos. Contudo, é importante ressaltar que Wilson recorre ao uso da seleção no nível da colônia apenas para a discussão da evolução das castas em insetos sociais. Como foi visto anteriormente, Wilson aplica a teoria hamiltoniana na maioria de suas explanações acerca da evolução de comportamentos sociais (WILSON, E.O., 2014, p.61), o que caracteriza o uso da seleção entre grupos como uma exceção em seu argumento.

Durante as décadas de 1980 e 1990, a teoria de seleção de parentes continuou sendo utilizada como base teórica principal para a evolução do comportamento social (CHEVERUD, 1984; CLARKE, 1984; MORIN et al., 1994; QUELLER; STRASSMAN, 1998). No entanto, durante este período, Wilson esteve mais comprometido com as discussões acerca da biodiversidade e à biologia da conservação (WILSON, E.O., 1994, p.356). Publicações como *A Fifty-Year Plan for Biodiversity Surveys* (1992), *Biodiversity Studies: Science and Policy* (1991) em coautoria com um dos principais nomes da biologia da conservação, o biólogo Paul R. Ehrlich, a edição e organização do livro *Biodiversity* (1988), bem como a publicação do livro *The Diversity of Life* (1992) marcaram esta nova fase do pesquisador que passou a ser referência nas discussões sobre a conservação da biodiversidade (FRANCO, 2013).

2. UMA NOVA CONTROVÉRSIA NA CARREIRA DE EDWARD O. WILSON

No que diz respeito às controvérsias relacionadas à carreira de E. O. Wilson, é muito comum lembrar a década de 1970, em que o autor foi duramente criticado por alguns biólogos e cientistas sociais por atribuir um caráter determinista biológico à sua explicação sobre o comportamento social humano em 1975, no livro *Sociobiology*, e em 1978, no livro *On Human Nature* (HOLTZMANN, 1977; QUADAGNO, 1979; LEWONTIN, 1979; ARNEY, 1980; LEWONTIN et al., 1984, p.233; GRANBERG, D.; GRANBERG, B. W., 1985; KITCHER, 1987, p.213; SEGERSTRALE, 2000, p.13). Contudo, o início dos anos 2000 também pode ser considerado um período relevante em sua carreira no que diz respeito a controvérsias científicas.

A sociobiologia havia mudado. Desde a publicação do *Sociobiology*, período em que a sociobiologia passou a receber maior visibilidade e reconhecimento, a seleção de

parentes desempenhou um grande papel como uma das principais fundamentações teóricas para as discussões a respeito da evolução de comportamentos sociais – tema central da disciplina. No entanto, E. O. Wilson, mudou de posicionamento em relação ao uso desta teoria como mecanismo explicativo e passou a utilizar a seleção de grupo – antes considerada uma força evolutiva presente em raros processos – como força evolutiva relevante.

Em 2005, Wilson publicou o artigo “*Kin Selection as the Key to Altruism: Its Rise and Fall*”, no qual são discutidos importantes erros da teoria hamiltoniana, quando usada para explicar a evolução do altruísmo (WILSON, E.O., 2005a). A primeira crítica proposta por Wilson foi baseada em uma publicação de 1976 (apenas um ano após sua defesa da seleção de parentes no *Sociobiology*). Resultado da colaboração entre Robert Trivers e Hope Hare, o artigo “*Haplodiploidy and Evolution of Social Insects*” discute a inconsistência do raciocínio hamiltoniano, quando as proporções de sexo na colônia são levadas em conta (TRIVERS, HARE, 1976). A proporção de 1:1 na colônia, entre machos e fêmeas cancelaria a vantagem das fêmeas operárias de cuidarem de suas irmãs. A ocorrência desse fenômeno é explicada levando em conta que, em uma proporção de 1:1 entre machos e fêmeas na colônia, o coeficiente de parentesco entre uma operária e seus filhos ou filhas seria exatamente o mesmo que seria se a operária cuidasse da ninhada de seus irmãos e irmãs. Desta maneira, Wilson argumenta que a haplodiploidia (aliada à força evolutiva da seleção de parentes) não seria um fator de promoção de comportamentos sociais, como proposto por Hamilton em 1964 e defendido pelo autor em trabalhos anteriores (WILSON, E.O., 2005).

A crítica de Wilson à teoria de seleção de parentes extrapola esta argumentação e também comenta as evidências acerca da descoberta de grupos taxonômicos que apresentam comportamentos altruístas e cooperativos, mas que não possuem a haplodiploidia como sistema de determinação sexual (WILSON, E.O., 2005). O autor também comenta acerca do gênero *Thysanoptera*, que também apresenta haplodiploidia. No entanto, a previsão proposta por Hamilton de que apenas as fêmeas compõem as castas não-reprodutoras não se aplica a este gênero, já que é possível observar machos compondo as castas estéreis (WILSON, E.O., 2005). Não apenas a relação entre haplodiploidia e a teoria de seleção de parentes estaria equivocada, como também estaria a própria ideia de parentesco como fator central na evolução dos comportamentos sociais. Para este caso, Wilson se refere às sociedades de insetos extremamente organizadas, porém seus membros são pouco aparentados ou não possuem qualquer parentesco.

Poucos meses depois, o papel da teoria de seleção de parentes voltou a ser discutida pelo autor. Em colaboração com Bert Hölldobler, Wilson publicou uma nova proposta de modelagem acerca da evolução da eusocialidade (WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, 2005; FOSTER et al., 2006). A seleção de parentes, que sempre havia sido usada como mecanismo explicativo da evolução deste comportamento pelo biólogo, foi considerada nesta publicação como uma força evolutiva de pouca relevância para a explicação da evolução da característica. Por outro lado, o autor (que passou a chamar “seleção interdêmica” de “seleção de grupo”) se refere a este tipo de seleção como força evolutiva necessária à evolução da eusocialidade (WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, 2005; FOSTER et al., 2006).

Wilson afirma que o parentesco não seria uma condição para a origem da eusocialidade, pois para a evolução da eusocialidade, seria necessário apenas que a seleção natural agisse selecionando grupos altamente organizados, capazes de defender a colônia. Neste caso, o grupo selecionado poderia, ou não, apresentar indivíduos altamente aparentados. Ademais, autor argumenta que a seleção de parentes apresentaria um efeito dissolutivo na coesão da colônia, enquanto a seleção de grupo apresentaria um efeito vinculativo na mesma. Logo, a seleção entre grupos seria a força evolutiva capaz que operar na evolução da eusocialidade.

Group selection which with the addition of cooperative behavior becomes colony selection, is the result of the interaction of entire groups with their environments, conditioned by the efficiency of their internal operations. It promotes harmony among group members and genetic fitness of the group as a whole, once colony level is attained, and its effect is thereby inherently binding. Individual direct selection and kin selection play out in the social interactions of the colony members. By pitting individual members and nepotisms against one another, individual direct selection tends to reduce colony harmony and genetic fitness. Depending on circumstance, kin selection can be either binding or dissolutive, the latter by competition among nepotistic subgroups (WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, 2005, p.1367).

A nova explicação sobre a evolução da eusocialidade proposta por Wilson ratifica a existência de parentesco próximo entre os membros de uma sociedade de insetos. No entanto, não considera que este seja um fator relevante à origem da eusocialidade, uma vez que o alto grau de parentesco entre os membros da colônia não precederia a origem da característica. O alto grau de parentesco teria surgido após a origem da eusocialidade e, portanto, deveria ser considerado uma consequência da evolução do comportamento, e não uma condição para sua origem. Logo, o autor conclui: “*Close genetic relatedness*

arises from eusociality but is not a necessary precondition” (WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, 2005, p.13368).

Em 2007, Wilson vai além em sua defesa a respeito da ação da seleção natural em níveis mais altos da hierarquia biológica. O autor recapitula as causas da rejeição à teoria de seleção de grupo no artigo *Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology*, a fim de argumentar que as razões para tal rejeição teriam sido invalidadas nos últimos quarenta anos (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b). As frequentes críticas, nos anos 1960, daqueles contrários à seleção em múltiplos níveis, como a implausibilidade da teoria e a escassez de evidências empíricas, são invalidadas pelo autor. Wilson afirma que muito da rejeição à teoria está relacionada ao que ele denomina de seleção de grupo “ingênua”, muito associada ao trabalho do biólogo Vero Copner Wynne-Edwards (WYNNE-EDWARDS, 1964). O selecionista ingênuo, neste caso, entenderia a seleção natural como um mecanismo evolutivo que opera majoritariamente selecionando grupos. Ou seja, o efeito da seleção dentro dos grupos não seria considerado. Além disso, a visão de que indivíduos agem de forma cooperativa e altruísta “para o bem do grupo” também estaria associada a este ponto de vista (BORRELLO, 2005).

Diferentemente da visão “ingênua”, a teoria de seleção em múltiplos níveis, apresentada por Wilson, não aponta para a seleção de grupo como principal mecanismo evolutivo. De outro modo, este nível de seleção dificilmente superaria a seleção no nível do indivíduo. A evolução de cada característica deveria ser avaliada caso a caso, e o efeito da seleção natural visto como o resultado da adição de dois vetores: um relativo à seleção que opera dentro dos grupos e o outro relativo à seleção entre os grupos (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b). A visão ingênua apenas ocorreria caso o vetor da seleção individual fosse desconsiderado.

The whole point of multilevel selection theory is, however, to examine the component vectors of evolutionary change, based on the targets of selection at each biological level and, in particular, to ask whether genes can evolve on the strength of between-group selection, despite a selective disadvantage within groups (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b, p.335).

Torna-se clara, assim, a defesa de Wilson ao abandono do estereótipo construído na década de 1960 a respeito da seleção natural em níveis superiores. Wilson apoia uma nova teoria da seleção em múltiplos níveis, a qual não possuiria qualquer relação com a visão ingênua de seleção e que teria consistência teórica e apoio empírico da biologia experimental dos últimos quarenta anos (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b).

Além disso, o autor defende que as teorias alternativas propostas a fim de substituir a seleção de grupo possuem, na verdade, muitos pontos em concordância e acabariam apresentando a mesma lógica da teoria de seleção em múltiplos níveis (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b). Apesar de considerar interessante o pluralismo de perspectivas acerca da evolução da socialidade, Wilson sustenta a criação de uma unidade teórica para a sociobiologia, em que a seleção em múltiplos níveis seria o principal agente do processo evolutivo. Segundo o autor. “*Multilevel selection theory (including group selection) provides an elegant theoretical foundation for sociobiology in the future, once its turbulent past is appropriately understood*” (WILSON, D.S.; WILSON E. O., 2007b, P.327).

É importante notar que *Rethinking the Theoretical Foundations of Sociobiology* pode ser considerada um marco na história da sociobiologia, uma vez que um de seus principais precursores não apenas expôs as divergências teóricas relacionadas à esta disciplina, como também propôs que a sociobiologia fosse reformulada em torno de uma nova fundamentação teórica: a seleção em múltiplos níveis (WILSON, D.S.; WILSON E. O., 2007b). Além disso, chama a atenção a coautoria desta publicação. O artigo foi publicado em colaboração com o biólogo evolutivo David Sloan Wilson, poucas vezes citado nos trabalhos de E. O. Wilson, uma vez que, desde a década de 1970, D. S. Wilson esteve à frente na defesa da seleção de grupo (WILSON, D. S., 1975, 1976, 1977, 1983). Neste mesmo período, E. O. Wilson esteve comprometido com a defesa da seleção de parentes (WILSON, E.O. 1994, p.315, 2014, p.61), uma das mais reconhecidas teorias alternativas à ideia proposta por D. S. Wilson. Desta vez em consenso, ambos argumentaram sobre a inclusão da seleção de grupo como importante força evolutiva, sobretudo nas grandes transições evolutivas caracterizadas por John Maynard Smith e Eörs Szathmáry ([1995]1997).

A proposta de Smith e Szathmáry consistia em compreender que a vida no planeta passou por grandes revoluções biológicas, nas quais unidades individuais passaram a cooperar e formar uma outra unidade, desta vez mais complexa. Tais transições foram consideravelmente raras, como por exemplo a evolução da célula eucariótica a partir de unidades procariotas, a origem da organização multicelular a partir de organismos unicelulares, e a origem das sociedades humanas (SMITH; SZATHMÁRY, [1995]1997, p.15; JABLONKA; LAMB, 2005, p.343; SZATHMÁRY, 2015).

Esta perspectiva acerca da origem de unidades mais complexas a partir de unidades mais simples foi analisada por no livro *The Superorganism: The Beauty,*

Elegance and Strangeness of Insect Societies, publicado em 2009 com autoria de E. O. Wilson e Bert Hölldobler. Colocar a seleção em múltiplos níveis como fundamentação teórica da sociobiologia, efetivamente, modificou a maneira como Wilson entendia a própria evolução. Logo, sua argumentação acerca da evolução dos comportamentos sociais em insetos também mudou. *The Superorganism* pode ser considerado um produto das novas ideias de E. O. Wilson a respeito dos níveis de seleção. A começar pelo título (em português, “O Superorganismo”), que faz uma analogia à sociedade de insetos como um organismo, é possível perceber que a argumentação de Wilson sobre a evolução da socialidade retomaria os debates acerca do grupo como unidade de seleção. Por isso, devido ao seu caráter de síntese da nova visão defendida por Wilson, torna-se evidente a importância da investigação desta publicação no que diz respeito à compreensão sobre os novos argumentos de E. O. Wilson acerca da evolução de comportamentos sociais e, não menos importante, sobre o desenvolvimento de sua argumentação acerca da seleção em múltiplos níveis.

O conceito de “superorganismo”, inicialmente proposto por William Morton Wheeler (SEELEY, 1989; WILSON D. S.; SOBER, 1989; WILSON E. O., HÖLLDOBLER, 2009, p.10), se refere às colônias que apresentam atributos de uma organização análoga ao de um organismo (WHEELER, 1911; SEELEY, 1989; WILSON; HÖLLDOBLER, 2009, p.4). Este conceito esteve em discussão pelo biólogo desde a década de 1970 (WILSON, E.O., 1971, p.317, 1975, p.383), muito embora a maioria dos entomólogos da época tenha abandonado o uso da ideia (WILSON D. S.; SOBER, 1989). Contudo, a discussão a respeito do conceito é apresentada por Wilson de maneira breve e superficial; sem lhe conferir destaque em seus trabalhos (WILSON, 1971, p.317; WILSON, 1975, p.298). Em um dos poucos momentos em que menciona o conceito de superorganismo, o autor compara castas em sociedades de cupins e formigas a órgãos de um indivíduo e atribuiu ao que chama de “*colony-level selection*” a força evolutiva responsável pela origem e manutenção desta organização social.

The extreme soldier castes of some ant and termite species are so specialized that they function as scarcely more than organs in the body of the colony superorganism. Their existence supports the concept that in the case of insects the colony rather than the individual is the unit of organization of most importance in evolution. For, if natural selection is indeed mostly at the colony level, and workers are mostly or wholly altruistic with respect to the remainder of the colony, their numbers and behavior can be closely regulated through evolution to approach maximum colony fitness (WILSON, E.O., 1975, p.305).

Em um segundo momento, Wilson classifica como superorganismo as colônias de invertebrados que estão fisicamente relacionados e se dividem em castas reprodutoras e não reprodutoras. Porém, o autor não voltou a discutir em qual nível a seleção natural operaria na evolução destes organismos (WILSON, E.O., 1975, p.383). Em 2009, no entanto, Wilson e Hölldobler conferem máximo destaque ao conceito¹².

Antes de analisar a argumentação de E. O. Wilson sobre seleção em múltiplos níveis, é imprescindível mencionar uma nova atribuição a dois conceitos que diferem dos empregados em trabalhos anteriores do autor. Nesta publicação, o autor utiliza dois termos “*unity of selection*” (“unidade de seleção”) e “*target of selection*” (“alvo de seleção”) na discussão sobre seleção em múltiplos níveis. Ao se referir a “alvo de seleção”, o autor está tratando de uma entidade biológica correspondente a um dos níveis de organização propostos pelo autor: do gene ao ecossistema, qualquer entidade biológica que possua variabilidade genética, pode ser considerado um alvo da seleção natural (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.8).

Elements that vary genetically at each level of biological organization serve as the *targets* of selection – whether genes, organelles, cells, organisms or superorganisms (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.24)

Por outro lado, Wilson chama “unidade de seleção” a entidade biológica que codifica as características dos alvos de seleção (HÖLLDOBLER; WILSON E. O.; 2009, p. 24). Em outras palavras, o gene ou o conjunto de alelos. As características expressas por eles podem estar associadas a qualquer um dos alvos de seleção, seja a um órgão de um indivíduo ou a um grupo de indivíduos não aparentados. Wilson utiliza este raciocínio na explicação acerca da evolução das colônias de insetos.

The principal target of natural selection in the social evolution of insects is the colony, while the unit of selection is the gene. Because the traits of the colony are summed products of the traits of the colony members and those traits differ genetically among the members, as well as from one colony to the next, the evolution of the social insects is grounded in the flux of changing gene frequencies across generations. That flux in turn reflects the complex interplay of behavior both by colonies and the individual members that compose them (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.8).

¹² Além disso, o livro *The Superorganism* é dedicado a um dos maiores investigadores da fisiologia comportamental de colônias de abelhas como uma unidade, o biólogo Martin Lindauer (SEELEY, 2010, p.17).

3. SELEÇÃO EM MÚLTIPLOS NÍVEIS

“*All selection is multilevel*”, ou: “toda seleção é ‘multinível’” (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.24). É desta maneira que Wilson deixa clara sua posição quanto à agência da seleção natural, que já havia sido adiantada em trabalhos anteriores (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b). O autor reconhece três forças evolutivas que operam sobre os alvos de seleção. Uma destas forças é a seleção entre grupos que, de forma oposta aos trabalhos do autor na década de 1970, recebe agora papel de força motriz da evolução da socialidade (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.13). Antes utilizada apenas a fim de tratar da evolução das castas em sociedades de insetos (ainda que de maneira incoerente, devido à imprecisão terminológica), em *The Superorganism* Wilson faz uso da seleção de grupo para explicar a evolução de diversos comportamentos sociais.

Um dos usos da seleção de grupo pelo autor se faz presente na discussão sobre o comportamento de regulação reprodutiva entre as operárias do gênero *Harpegnathos*. Neste gênero, as fêmeas estéreis apresentam comportamento agressivo em relação às outras fêmeas a fim de inibir as mesmas de alcançar o status de fêmea reprodutora. Segundo Wilson, este comportamento ocorreria devido à seleção no nível da colônia, uma vez que na ausência da vigília e conseqüente comportamento agressivo, as operárias acabariam produzindo prole excessiva levando, assim, a uma ineficiência da organização social (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.350). Um número excessivo de operárias estéreis ou de operárias reprodutoras causaria uma diminuição da aptidão da colônia. Logo, a proporção do número de indivíduos em castas também deveria ser considerada uma adaptação da colônia.

The demographics and sociobiological traits of the colony members are shaped not by each individual's direct genetic fitness but by the summed effects of all their performances on the fitness of their colony (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.310).

O mesmo raciocínio é aplicado para a evolução de sinais químicos com função de reconhecimento entre indivíduos da colônia (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.288). Operárias da espécie *Componotus floridanus*, por exemplo, reconhecem, destroem e comem os ovos depositados por outras operárias, em função da ausência de um hidrocarboneto na cutícula dos mesmos. A evolução desta característica, segundo Wilson, também ocorreria devido à seleção entre grupos.

A seleção no nível da colônia também seria responsável pela evolução de outros

comportamentos e características de colônias de insetos, tais como: os diferentes padrões morfológicos em das castas de insetos (WILSON, E.O., 1975, p.308; HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.152), a ocorrência da esterilidade mesmo na ausência de comportamento de vigília (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.403), determinação de castas a partir de fatores ambientais (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.136) e a eficiência no forrageamento (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.164). Torna-se claro, pois, a relevância da seleção no nível da colônia na argumentação de E. O. Wilson no início dos anos 2000.

Outra força de seleção apontada por Wilson como responsável pela origem e manutenção dos superorganismos é a seleção natural no nível do indivíduo (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.25). Esta força de seleção aparece com pouca frequência nos argumentos do autor. Isto não significa, no entanto, que Wilson passou a rejeitar este nível de seleção como força evolutiva. O biólogo entende que na evolução de muitas características de um superorganismo, a força da seleção de grupo com frequência supera a força da seleção no nível do indivíduo. O comportamento agonístico apresentado entre as formigas operárias quando da ocorrência de morte ou retirada (através de teste empírico) da rainha da colônia seria um caso em que a seleção natural no nível do indivíduo superaria a seleção entre grupos (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.403).

A última força de seleção mencionada por Wilson é a seleção de parentes colateral, ou seja, aquela em que a aptidão inclusiva é calculada levando-se em conta os efeitos da ação de um indivíduo para outro membro não-descendente da colônia (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.25). Ou seja, a seleção de parentes colateral não levaria em conta os efeitos de uma ação altruísta de uma mãe para seu filho, por exemplo. Ao falar sobre esta força de seleção, Wilson lembra dos papéis de W. D. Hamilton e George C. Williams, na década de 1960, como grandes defensores desta teoria que, consequentemente, colocava a evolução a partir dos olhos do gene. Com isso, a atenção das investigações sobre seleção de grupo de maneira “injustificada”, segundo Wilson, teria sido desviada.

Assim como não rejeita a seleção individual como força evolutiva, Wilson também não nega a possibilidade de a seleção de parentes operar na evolução de um superorganismo. Para ele, a aptidão inclusiva da colônia é, na verdade, o resultado do efeito das três forças seletivas: *“The inclusive fitness of the prescribing genotype, of individual colony members and hence statistically the colonies they compose, is the*

nonadditive product of the three forces” (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.25). E. O. Wilson relembra os papéis de George C. Williams e W. D. Hamilton na disseminação da teoria de seleção de parentes que, para o autor, serviu como uma espécie de “faca de dois gumes”. Por um lado, a teoria de seleção de parentes proposta por Hamilton levou a diversas novas investigações e conclusões acerca do comportamento social. Por outro lado, esta teoria (que estava relacionada à visão gene-centrista da evolução), contribuiu para uma rejeição da teoria de seleção de grupo que, segundo Wilson, seria “injustificável”. No entanto, o autor afirma que a agência da seleção natural no nível do grupo não exclui a possibilidade de tanto a seleção de parentes, como a seleção no nível do indivíduo, também operarem. Wilson, então, repete uma das implicações principais da teoria de seleção em múltiplos níveis propostas no artigo de 2007: a grande conclusão fornecida pela teoria de seleção de grupos é que a evolução das características que não são vantajosas para indivíduos requer, obrigatoriamente, seleção em níveis superiores (WILSON, D. S.; WILSON, E. O., 2007b; HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.27). Para que estas características sejam mantidas em uma população, a força de seleção entre grupos, deve ser maior do que a força de seleção individual. Desta forma, percebe-se que o parentesco não ocupa mais o papel central nas explicações do pesquisador sobre a evolução da socialidade. O parentesco apenas direcionaria as preferências de destinação dos comportamentos cooperativos e altruístas (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.27). Por exemplo, todos os comportamentos que foram apontados por Wilson como produtos da evolução através de seleção entre grupos, podem ser alocados preferencialmente a parentes colaterais.

É necessário, também, destacar a explicação do biólogo a respeito da evolução da eusocialidade. Uma vez que um dos requisitos para classificar uma organização social como eusocialidade é a presença de cooperação no cuidado da ninhada (GADAGKAR, 1990), não seria inesperado constatar que o autor também utilizou a teoria de seleção em múltiplos níveis como chave para a evolução da característica em *The Superorganism*. Diferente do que foi muitas vezes proposto pelo autor em trabalhos passados, Wilson faz referências à série de pré-adaptações que teriam levado à evolução da eusocialidade (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.31)¹³. As pré-adaptações mencionadas pelo autor serão analisadas a seguir.

¹³ Para Wilson, as pré-adaptações seriam características que evoluíram com uma determinada função no passado, mas foram cooptadas para um novo uso (GOULD; VRBA, 1982; MIGLINO et al., 1996; CATTANI, 2005; WILSON, 2012, p.22).

A evolução do cuidado parental nas espécies eusociais seria a primeira dessas preadaptações que teriam grande importância para a origem da eusocialidade. O cuidado parental, no entanto, requer a presença de comportamento cooperativo. Assim, uma das primeiras pré-adaptações propostas por Wilson teria sido o favorecimento do comportamento cooperativo entre progenitor e prole, através de seleção natural dentro dos grupos. As condições ecológicas do momento teriam favorecido os indivíduos cooperadores, uma vez que eles acabariam produzindo maior prole do que os indivíduos solitários, o que teria favorecido a seleção de indivíduos (e não de grupos). O cuidado parental, portanto, favoreceria a formação de pequenos grupos.

Ecological conditions favor selection for parental care, such that the parental individuals will invest energy and take survival risks to protect and raise healthy offspring. [...] If ecological conditions favor cooperation in groups, alleles that program the expression of cooperation in individuals (for example, joint defense of nests and brood) will increase in frequency relative to alleles that do not program such behavior. The reason is that cooperative individuals will raise, on average, more and better-endowed offspring than solitary individuals. Thus, individuals will be selected to seek cooperation (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.33).

Após a formação dos grupos, a seleção em níveis superiores teria um papel imprescindível na formação da eusocialidade. Aqueles grupos que apresentassem comportamentos cooperativos, além do cuidado parental, bem como divisão de castas reprodutoras e estéreis, seriam selecionados, uma vez que esta organização social teria conferido vantagem adaptativa em relação às condições ecológicas (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.34). Segundo Wilson, esta série de adaptações apenas teria ocorrido em grupos de indivíduos aparentados. Para o biólogo, a cooperação evoluiu mais rapidamente em grupos de indivíduos aparentados, uma vez que o indivíduo cooperador teria sua aptidão aumentada indiretamente quando a ação fosse voltada para um indivíduo com quem ele tivesse genes compartilhados por descendência comum (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.33).

A controvérsia acerca dos posicionamentos de Wilson tornou-se maior após a publicação de *The Superorganism*. Dado que os trabalhos do biólogo, por décadas, consideravam que a força da seleção natural no nível do grupo era, com frequência, superada pela seleção no nível do indivíduo ou pela seleção de parentes, boa parte da comunidade de biólogos evolutivos recebeu seu novo posicionamento como uma espécie de “conversão”. Após a publicação de uma carta pela revista *Nature*, em 2011, em resposta ao novo posicionamento do autor em relação à evolução dos comportamentos

sociais, a controvérsia tornou-se pública. Em 2010, Wilson havia, mais uma vez, exposto sua nova argumentação em uma publicação com Martin Nowak e Corina Tarnita acerca da evolução da eusocialidade (NOWAK et al., 2010). A carta em resposta a esta publicação assemelhava-se a um abaixo-assinado contrário à nova argumentação de Wilson, uma vez que foi assinada por mais de cem biólogos (ABBOT et al., 2011).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Desde a primeira publicação sobre a teoria da seleção natural, a agência do mecanismo evolutivo vem sendo investigada e discutida tanto por biólogos, quanto por filósofos da biologia. No momento atual, uma das figuras mais importantes relacionadas a este debate é o biólogo Edward O. Wilson. Muitos biólogos contemporâneos a Wilson interpretaram a sua mudança de posicionamento com bastante desconforto e surpresa (ABBOT et al., 2011; DAWKINS, 2012). Porém, uma análise histórica do desenvolvimento do seu trabalho mostra que o autor não passou por uma completa conversão; Wilson não passou de um posicionamento em que apenas aceitava a seleção de parentes, para a defesa exclusiva da seleção de grupo.

Na década de 1970, Wilson foi um dos poucos entomólogos que continuou a aceitar a ideia de colônias de insetos como um superorganismo (WILSON, D. S.; SOBER, 1989). Uma minuciosa análise de seus argumentos também revela que o autor considerava a força da seleção de grupo como relevante na evolução de comportamentos sociais, sobretudo na origem dos diferentes tipos morfológicos em colônias de insetos e na otimização das castas (WILSON, E.O., 1975, p.308). A argumentação de Wilson, portanto, parece ter sido evasiva (SEGERSTRALE, 2000, p.85). No entanto, o próprio Wilson, em 2014, caracterizou como uma tentativa de biólogos de terem seus trabalhos aceitos com a ideia de seleção entre grupos, utilizar outras maneiras de mencionar a força de seleção em níveis superiores, porém sem citar expressões que indicassem esta força de seleção, como por exemplo: “seleção interdêmica”, “seleção interpopulacional” ou “seleção de grupo”.

The Superorganism (2009), é o primeiro livro que revela claramente os novos argumentos de E. O. Wilson acerca da evolução dos comportamentos sociais. Novamente, o biólogo utiliza diversas forças de seleção em suas explicações, mas, desta vez, de forma explícita. Wilson declaradamente assume uma perspectiva integrada e hierárquica a respeito da evolução da socialidade. Resta entender, em futuras investigações, o porquê de grande parte da comunidade de biólogos evolutivos ter recebido a mudança de

posicionamento do autor com tamanha surpresa e parecer não aceitar a teoria de seleção em múltiplos níveis, mesmo após publicações de resultados empíricos a favor da seleção de grupo e outros contrários às previsões da teoria de seleção de parentes.

5. REFERÊNCIAS

ABBOT, P. et al. Inclusive Fitness Theory and Eusociality. **Nature**. v. 471 (7339), p. E1-E4, 2011.

ALEXANDER, R. D. The evolution of social behavior. **Annual review of ecology and systematics**, v. 5, n. 1, p. 325-383, 1974.

ANDERSON, M. The evolution of eusociality. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, n. 1, p. 165-189, 1984.

ARNEY, W R. Maternal-infant bonding: The politics of falling in love with your child. **Feminist Studies**, v. 6, n. 3, p. 547-570, 1980.

BAGDONAS, A.; GURGEL, I.; ZANETIC, J. Controvérsias sobre a natureza da ciência como enfoque curricular para o ensino de física: o ensino de história da cosmologia por meio de um jogo didático. **Revista Brasileira de História da Ciência**, v. 7, n. 2, p. 242-260, 2014.

BOORMAN, S. A.; LEVITT, P. R. Group selection on the boundary of a stable population. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 69, n. 9, p. 2711-2713, 1972.

BORRELLO, M. E. **Evolutionary Restraints: the Contentious History of Group Selection**. The University of Chicago Press. 2010

BORRELLO, M. E. The rise, fall and resurrection of group selection. **Endeavour**, v. 29, n. 1, p. 43-47, 2005.

CATTANI, G. Preadaptation, firm heterogeneity, and technological performance: a study on the evolution of fiber optics, 1970–1995. **Organization Science**, v. 16, n. 6, p. 563-580, 2005.

CHEVERUD, J. M. Evolution by kin selection: a quantitative genetic model illustrated by maternal performance in mice. **Evolution**, v. 38(4), p. 766-777, 1984.

CLARKE, M. F. Co-operative breeding by the Australian bell miner *Manorina melanophrys* Latham: a test of kin selection theory. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 14(2), p. 137-146, 1984.

DARLINGTON, P. J. Group selection, altruism, reinforcement, and throwing in human evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 72, n. 9, p. 3748-3752, 1975.

DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.** London: John Murray, 1859.

DARWIN, C. **The descent of man, and selection in relation to sex.** London: John Murray, 1871.

DAWKINS, R. **The selfish gene.** Oxford University Press, 1990.

DAWKINS, R. The descent of Edward Wilson. **Prospect Magazine**, v. 195, p. 1-59, 2012.

EHRlich, P. R.; WILSON, Edward O. Biodiversity studies: science and policy. **Science**, v. 253, n. 5021, p. 758, 1991.

EL-HANI, C. N. Notas sobre o ensino de história e filosofia da ciência na educação científica de nível superior. In: SILVA, C.C. (Org). **História e Filosofia da Ciência no Ensino de Ciências: Da teoria à sala de aula.** São Paulo (Brasil): Editora Livraria da Física, p. 3-21, 2006.

EMERSON, A. E. Social coordination and the superorganism. **American Midland Naturalist**, v. 21, n. 1, p. 182-209, 1939.

FOSTER, K. R.; WENSELEERS, T.; RATNIEKS, Francis LW. Kin selection is the key to altruism. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 2, p. 57-60, 2006.

FRANCO, J.L.A. The concept of biodiversity and the history of conservation biology: from wilderness preservation to biodiversity conservation. **História (São Paulo)**, v. 32, p. 21-48, 2013.

GADAGKAR, R. Evolution of eusociality: the advantage of assured fitness returns. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 329, n. 1252, p. 17-25, 1990.

GOULD, S. J. **The structure of evolutionary theory.** Cambridge: Harvard University Press, 2002.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation—a missing term in the science of form. **Paleobiology**, v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

GRANBERG, D.; GRANBERG, B. W. A search for gender differences on fertility-related attitudes: Questioning the relevance of sociobiology theory for understanding social psychological aspects of human reproduction. **Psychology of women quarterly**, v. 9, n. 4, p. 431-438, 1985.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **Journal of theoretical biology**, v. 7, n. 1, p. 1-52, 1964.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Superorganism.** W. W. Norton & Company, 2009.

HOLTZMAN, E. The sociobiology controversy. **International Journal of Health Services**, v. 7, n. 3, p. 515-527, 1977.

JABLONKA, E.; LAMB, M. J. **Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life**. A Bradford Book, 2005

SCHEID, N. M.; FERRARI, N.; DELIZOICOV, D. A construção coletiva do conhecimento científico sobre a estrutura do DNA. **Ciência & Educação (Bauru)**, v. 11, n. 2, 2005.

KITCHER, P. **Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature**. MIT Press, 1987.

KRAMER, J.; MEUNIER, J. Kin and multilevel selection in social evolution: a never-ending controversy?. **F1000Research**, v. 5, 2016.

KROPOTKIN, P. **Mutual aid: A Factor of Evolution**. Courier Corporation, 2012.

LEVIN, Bruce R.; KILMER, William L. Interdemic selection and the evolution of altruism: a computer simulation study. **Evolution**, v. 28, n. 4, p. 527-545, 1974.

LEWONTIN, R. C. Sociobiology as an adaptationist program. **Systems Research and Behavioral Science**, v. 24, n. 1, p. 5-14, 1979.

LEWONTIN, R. C.; ROSE, S.; KAMIN, L. J. **Not in our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature**. 1984.

MARSHALL, J. AR. Group selection and kin selection: formally equivalent approaches. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 7, p. 325-332, 2011.

MESELSON, M.; STAHL, F. W. The replication of DNA in *Escherichia coli*. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 44, n. 7, p. 671-682, 1958.

MEYER, D.; EL-HANI, C. N. **Evolução: o sentido da biologia**. Unesp, 2005.

MIGLINO, O.; NOLFI, S., PARISI, D. Discontinuity in evolution: how different levels of organization imply preadaptation. In SANTA FE INSTITUTE STUDIES IN THE SCIENCES OF COMPLEXITY-PROCEEDINGS VOLUME- (Vol. 26, pp. 399-416). ADDISON-WESLEY PUBLISHING CO, 1996.

MORIN, P. A. et al. S. Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. **Science**, v. 265, n. 5176., pp. 1193-1201, 1994.

NOWAK, M. A. Five rules for the evolution of cooperation. **Science**, v. 314, n. 5805, p. 1560-1563, 2006.

NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1057-1062, 2010.

- QUADAGNO, J. S. Paradigms in evolutionary theory: The sociobiological model of natural selection. **American Sociological Review**, p. 100-109, 1979.
- QUELLER, D. C., STRASSMANN, J. E. Kin selection and social insects. **Bioscience**, v. 48(3), p. 165-175, 1998.
- RAVEN, P. H.; WILSON, E. O. A fifty-year plan for biodiversity surveys. **Science(Washington)**, v. 258, n. 5085, p. 1099-1100, 1992.
- RUSE, M. Charles Darwin and group selection. **Annals of science**, v. 37, n. 6, p. 615-630, 1980.
- SEELEY, T. D. **Honeybee democracy**. Princeton University Press, 2010.
- SEELEY, T. D. The honey bee colony as a superorganism. **American Scientist**, v. 77, n. 6, p. 546-553, 1989.
- SEGERSTRALE, U. C. O. **Defenders of the Truth: The Sociobiology Debate**. Oxford University Press, 2000.
- SMITH, J. M.; SZATHMARY, E. **The Major Transitions in Evolution**. Oxford University Press, 1997.
- SMITH, J. M. Group selection and kin selection. **Nature**, v. 201, n. 4924, p. 1145-1147, 1964.
- SMITH, J.; SZATHMÁRY, E. **The origins of life: From the Birth of Life to the Origin of Language**. Oxford University Press on Demand, 2000.
- SZATHMÁRY, E. Toward major evolutionary transitions theory 2.0. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112(33), p. 10104-10111, 2015.
- TALALAY, P.; HURLOCK, B.; WILLIAMS-ASHMAN, H. G. On a coenzymatic function of estradiol-17 β . **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 44, n. 9, p. 862-884, 1958.
- TRIVERS, R. L. The evolution of reciprocal altruism. **The Quarterly review of biology**, v. 46, n. 1, p. 35-57, 1971.
- TRIVERS, R. L.; HARE, H. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. **Science**, v. 191, n. 4224, p. 249-263, 1976.
- WADE, M. J. et al. Group selection and social evolution in domesticated animals. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5-6, p. 453-465, 2010.
- WATSON, J. D.; CRICK, F. H. Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. **Nature**, v. 171(4361), p. 964-967, 1953b.
- WATSON, J. D.; CRICK, F. H. Molecular structure of nucleic acids. **Nature**, v. 171, p. 737-738, 1953a.

WHEELER, W. M. The ant-colony as an organism. *Journal of Morphology*, v. 22(2), p. 307-325, 1911.

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection**. Princeton University Press, 1996

WILSON, D. S. The group selection controversy: history and current status. **Annual review of ecology and systematics**, v. 14, n. 1, p. 159-187, 1983.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. **The Quarterly review of biology**, v. 82, n. 4, p. 327-348, 2007b.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. **The Quarterly review of biology**, v. 82, n. 4, p. 327-348, 2007.

WILSON, D. S.; SOBER, E. Reviving the superorganism. **Journal of theoretical Biology**, v. 136, n. 3, p. 337-356, 1989.

WILSON, D. S.; VAN VUGT, M.; O'GORMAN, R.. Multilevel selection theory and major evolutionary transitions: Implications for psychological science. **Current Directions in Psychological Science**, v. 17, n. 1, p. 6-9, 2008.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Evolution: Survival of the selfless. **New Scientist**, v. 196, n. 2628, p. 42-46, 2007a.

WILSON, D. S. A theory of group selection. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 72, n. 1, p. 143-146, 1975.

WILSON, D. S. Structured demes and the evolution of group-advantageous traits. **The American Naturalist**, v. 111, n. 977, p. 157-185, 1977.

WILSON, E. O. Group selection and its significance for ecology. **Bioscience**, v. 23, n. 11, p. 631-638, 1973.

WILSON, E. O. Kin selection as the key to altruism: its rise and fall. **Social research**, p. 159-166, 2005.

WILSON, E. O. **Naturalist**. Island Press, 1994.

WILSON, E. O. Social modifications related to rareness in ant species. **Evolution**, v. 17 n.2, p. 249-253, 1963.

WILSON, E. O. **Sociobiology**. Harvard University Press, 1975.

WILSON, E. O. **The Diversity of Life**. W. W. Norton & Company, 1992.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Harvard University Press, 1971.

WILSON, E. O. **The Meaning of Human Existence**. WW Norton & Company, 2014.

WILSON, E. O. **The Social Conquest of Earth**. W. W. Norton & Company, 2012

WILSON, E. O.; PETER, M. P. **Biodiversity**, National Academy of Sciences, 1988.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 38, p. 13367-13371, 2005.

WYNNE-EDWARDS, V. C. Population control in animals. **Scientific American**, v. 211, n. 2, p. 68-75, 1964.

EPÍLOGO

Edward O. Wilson sempre esteve atento às discussões acerca dos níveis de seleção. Sua primeira publicação acerca do tema “*Group selection and its significance for ecology*” introduz à comunidade de biólogos e filósofos da biologia a sua posição em relação ao afamado debate: seleção de grupo é uma força pouco relevante na evolução de traços sociais. No *Sociobiology* (1975), o autor refina e aprofunda as discussões sobre a seleção entre grupos e coloca em destaque seu posicionamento em favor de uma teoria anteriormente proposta por W. D. Hamilton como alternativa à seleção de entre grupos, a teoria de seleção de parentes. Wilson contribuiu para a disseminação desta teoria e seu uso passou a ser prevalente entre etólogos e biólogos evolutivos durante as décadas de 1970, até o início dos anos 2000, em que a discussões sobre níveis de seleção foram acentuadamente retomadas (WILSON, 2014, p.61). Na década de 1980, o *Sociobiology* foi eleito por diversos etólogos como a obra mais importante do século para o comportamento social. Esta premiação também evidencia sua relevância na divulgação da teoria hamiltoniana, bem como à frequente associação de seus trabalhos como importantes porta-vozes da teoria nos anos que se sucederam à publicação do *Sociobiology*.

Portanto, devido à sua imagem estar em grande destaque nas discussões sobre a evolução do comportamento social durante décadas, sua mudança de posicionamento em defesa a uma teoria famosamente rejeitada, foi percebida por muitos biólogos como uma conversão. A presente investigação histórica apresentou uma nova visão sobre o debate acerca das unidades de seleção na obra de Edward O. Wilson. Foi possível detalhar em quais publicações o autor discutiu diretamente a agência da seleção natural, como se posicionou em relação às evidências da época acerca da seleção de grupo e da seleção de parentes, quais níveis de seleção foram usados pelo biólogo para explicar a evolução do altruísmo, tanto em sociedades de insetos, como em sociedades humanas e como explicava a evolução da eusocialidade.

Ao colocar em perspectiva histórica as publicações de Edward O. Wilson, foi possível perceber que o autor esteve comprometido, em certa medida, com a ideia de seleção em múltiplos níveis desde a década de 1970. À mesma época, outros biólogos (dentre eles, alguns co-fundadores da sociobiologia) rejeitavam por completo a ideia de a seleção natural operar em níveis hierárquicos biológicos superiores ao indivíduo (WILLIAMS, [1966]1996; DAWKINS, [1976]1990). Apesar de considerar que a seleção

no nível do indivíduo superaria, com frequência, a seleção entre grupos, Wilson reconhece tal força evolutiva como um dos mecanismos da evolução (WILSON, 1973, p.107). A seleção de grupo, no entanto, teria sua operação muito restrita a algumas condições ecológicas e, por isso, esta força evolutiva não esteve presente com igual frequência à seleção de parentes nas explicações a respeito da evolução do comportamento social nos trabalhos do autor.

É importante salientar que, mesmo apresentando um posicionamento de restrição ao uso da seleção entre grupos na década de 1970, o autor afirma que a evolução da virulência em parasitas é uma das mais importantes evidências à teoria (WILSON, 1975, p.116). Além disso, Wilson indica a expressão “seleção no nível da colônia” para se referir a uma força evolutiva que atuaria na evolução das castas em sociedades de insetos (WILSON, 1975, p.305). A mesma expressão é utilizada em 2009, no livro *The Superorganism*, para explicar a evolução da mesma característica. (HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O., 2009, p.154). Nota-se, portanto, que o autor poderia ter se referido à seleção entre grupos, evitando, desta maneira, o uso da expressão “seleção de grupo”. No entanto, é impreciso afirmar que, de fato, Wilson estava se referindo a esta força de seleção, mesmo porque o autor poderia, igualmente, estar fazendo menção à teoria da seleção de parentes, uma vez que, em colônias de insetos, o grau de parentesco entre os indivíduos costuma ser alto.

A reação da comunidade de biólogos evolutivos evidencia a importância da imagem de Edward O. Wilson no estabelecimento da teoria hamiltoniana como mecanismo evolutivo central das explicações sobre a evolução dos comportamentos sociais. Não obstante, é necessário ressaltar que Wilson, de algum modo, sempre esteve inclinado à ideia da seleção natural em múltiplos níveis. Embora este comprometimento com a seleção em múltiplos níveis estivesse presente desde a década de 1970, de fato, a argumentação do autor mudou radicalmente em relação ao uso da seleção de grupo como mecanismo evolutivo. O uso desta teoria passou a ser central em seus trabalhos, quando anos antes, havia sido considerada como pouco relevante. Já a seleção de parentes, acabou tomando o lugar da seleção de grupo, levando-se em conta a argumentação do autor sobre o baixo poder preditivo e implausibilidade da teoria (ALLEN et al, 2013). Segundo o autor e colaboradores, “*Having realized the limitations of inclusive fitness, sociobiology now has the possibility to move forward*” (ALLEN, et al., 2013, p.20138).

REFERÊNCIAS

ALLEN, B.; NOWAK, M. A.; WILSON, E. O. Limitations of inclusive fitness. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 50, p. 20135-20139, 2013.

DAWKINS, R. **The selfish gene**. Oxford University Press, 1990.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Superorganism**. W. W. Norton & Company, 2009.

WILLIAMS, G. C. **Adaptation and Natural Selection**. Princeton University Press, 1996.

WILSON, E. O. **Sociobiology**. Harvard University Press, 1975.

WILSON, E. O. **The Meaning of Human Existence**. WW Norton & Company, 2014.