

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

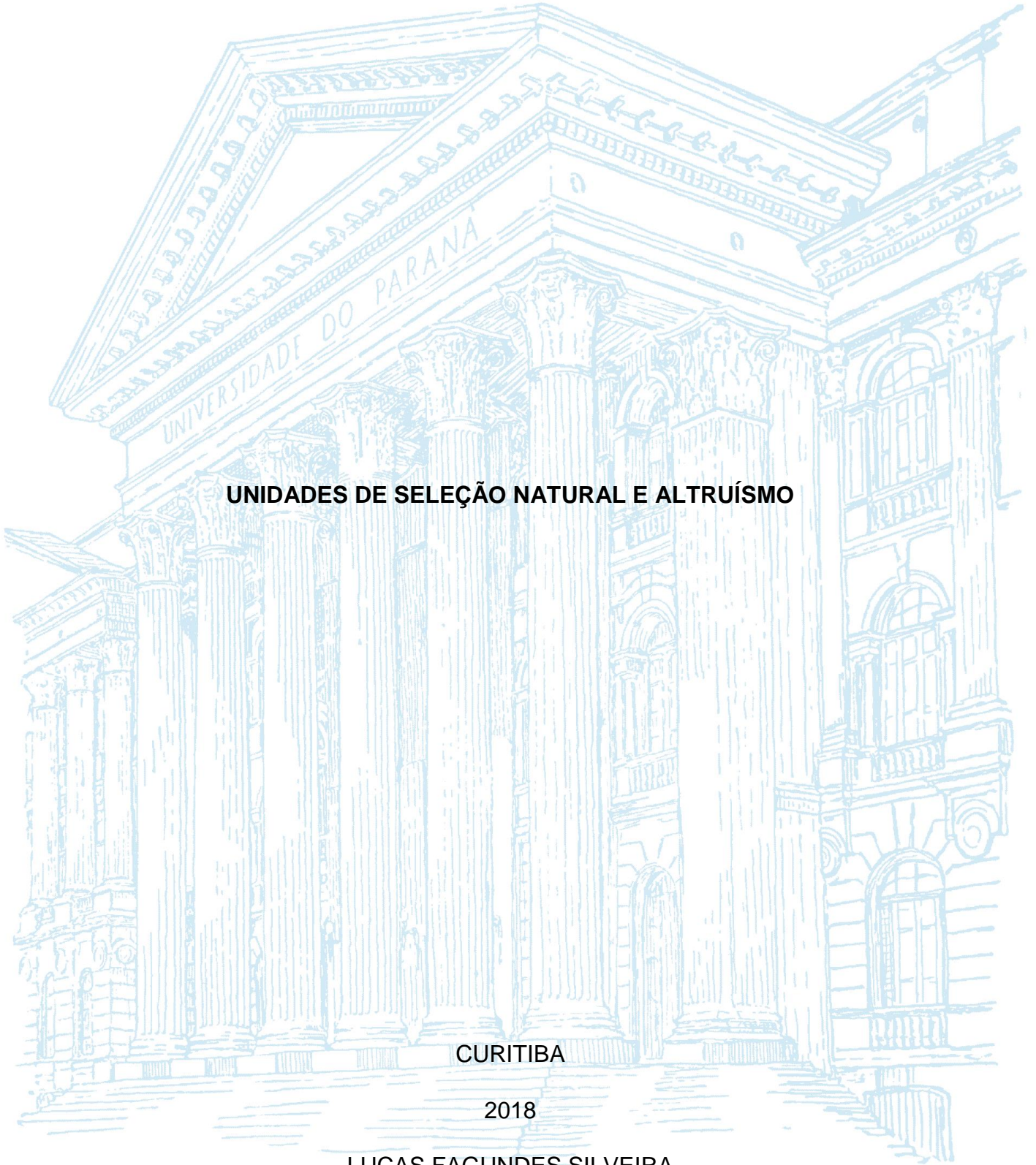
LUCAS FAGUNDES SILVEIRA

**UNIDADES DE SELEÇÃO NATURAL E ALTRUÍSMO**

CURITIBA

2018

LUCAS FAGUNDES SILVEIRA



## **UNIDADES DE SELEÇÃO NATURAL E ALTRUÍSMO**

Monografia apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, realizada sob a orientação do professor Erasto Villa Branco Junior.

CURITIBA

2018

**RESUMO**

Este trabalho é uma revisão do pensamento científico acerca das teorias que tentam entender o surgimento e fixação de características altruístas na natureza. Este assunto sempre gerou e ainda gera polêmica e discordância no meio científico, mas que não possui um texto atualizado que una a grande diversidade de ideias relacionadas ao tema. As teorias variam desde a inocência na crença de que animais podem agir em prol de outrem simplesmente pela bondade, até o extremo egoísmo e indiferença. Foi realizado um levantamento histórico com os principais trabalhos sobre as mais diversas teorias evolutivas, começando pela Seleção Natural de Darwin e Wallace, indo até a Teoria da Seleção Multinível e contextualizando com exemplos elucidativos que tiram o assunto do âmbito abstrato e o tornam algo palpável. Foi discutido também se essas teorias são tão discordantes assim como se pensava até a década de 1990, atendo-se às teorias evolutivas e flertando levemente com a Psicologia Evolutiva.

Palavras-chaves: Altruísmo no processo evolutivo. Unidades de seleção.  
Revisão bibliográfica.

## **ABSTRACT**

This work is a review of the scientific thinking about the theories that try to understand the emergence and fixation of altruistic characteristics in nature. This has always been a controversial and polemic theme in scientific field, but there is no up-to-date text relating the diversity of these ideas. The theories reviewed here range from the naiveness of believe that animals act on benefit others, to extreme selfishness and indifference. It was performed a historical summary with the most influential works on the widely diverse evolutionary theories, beginning with the Natural Selection of Darwin and Wallace, and their difficulty to solve some sort of problems, until the modern Theory of Multilevel Selection. Contextualizing with practical examples that allow easy understanding of the subject, making it something more concrete and interesting. In addition to discuss whether these theories are so divergent as they were until the 1990s, focusing on evolutionary bias and flirting lightly with the Evolutionary Psychology.

Key-words: Altruism in biological evolution. Units of selection. Literature review.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	6
2. METODOLOGIA.....	8
3. O SER HUMANO E O ALTRUÍSMO.....	9
4. SELEÇÃO INDIVIDUAL.....	12
5. TEORIA DE JOGOS.....	15
6. SELEÇÃO DE GRUPO.....	19
7. SELEÇÃO MULTINÍVEL.....	25
8. SELEÇÃO DE PARENTESCO E APTIDÃO INCLUSIVA.....	28
9. SELEÇÃO EM NÍVEL DE GENE.....	34
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	38
REFERÊNCIAS.....	42

## 1. INTRODUÇÃO

É intrínseca ao ser humano a ideia de que ajudar o próximo é uma virtude, os primeiros ensinamentos dos pais aos filhos giram em torno do bom trato aos semelhantes, religiões pregam o respeito e o bem do próximo, ONGs gastam bilhões em serviços comunitários e isso nos parece natural. Quando alguém nasce com atitudes que vão contra essas ideias, são tratados como portadores de alguma síndrome ou distúrbio (Harpending,1987). Esse pensamento arraigado em nossa sociedade resulta em frases como “Ele fez isso pelo bem da humanidade” e até mesmo frases históricas “Se é para o bem de todos e felicidade geral da Nação, estou pronto! Digam ao povo que fico”, dita pelo príncipe regente Dom Pedro de Alcântara em 1922, frase essa que possui uma conotação de autossacrifício em função do bem de outros indivíduos da espécie humana. Atitudes como essa geram um prestígio social, resultando em uma espécie de seleção social que favorece a manutenção destes comportamentos na sociedade (GLADEN, 2018).

Torna-se muito intuitivo acreditar que é comum na natureza e na humanidade tomar atitudes que são prejudiciais a quem pratica, mas que beneficiam outros. Essa é uma definição de altruísmo e podemos reescrevê-la com uma linguagem um pouco mais científica da forma seguinte. Trivers, em 1971, define um ato como altruísta caso resulte na diminuição da chance do atuante e no conseqüente aumento da chance do beneficiado deixar descendentes. Esta definição caracteriza o ato de dar uma esmola como um ato altruísta, já que o dinheiro nos permite adquirir alimento, comprar roupas para nos proteger ou proteger um filho do frio ou até mesmo nos adereçar para chamar a atenção de um possível cônjuge. Logo, no momento que entregamos um punhado de moedas a alguém, estamos perdendo potencial de ter descendentes e dando este potencial a outrem.

Esse tipo de comportamento não condiz com a teoria da Seleção Natural proposta por Darwin e Wallace e até os dias de hoje o surgimento e a manutenção deste tipo de característica geram divergências na comunidade científica, principalmente entre aqueles que tentam inferir as mesmas justificativas para diferentes fenômenos em diferentes grupos biológicos.

Este assunto é fundamental para a compreensão, não só da sociedade humana, como de qualquer relação entre seres vivos existentes, e esta monografia tem como objetivo organizar as teorias propostas até a atualidade, pois as mesmas encontram-se espalhadas e as revisões encontram-se desatualizadas. A monografia inclui ainda esclarecimentos quanto a alguns pontos que geram confusão e alguns exemplos, para facilitar a compreensão do leitor.

## **2. METODOLOGIA**

Os artigos e livros utilizados para a realização deste trabalho foram encontrados principalmente através do uso das seguintes palavras-chaves nos bancos de dados de artigos científicos: Altruísmo (Altruism), Unidades de Seleção Natural (Units of natural selection), Evolução Biológica (Biological evolution) e Cooperação (Cooperation), mesclando os termos para filtrar artigos dentro da área da Biologia Evolutiva. Os demais artigos foram selecionados principalmente a partir de referências de outros artigos. Foram utilizados 55 artigos e livros, sendo a maioria na língua inglesa e poucos em português, datando de 1859 até 2018. Os tópicos foram abordados de forma a contextualizá-los de acordo com os pensamentos de cada época e referenciando-os com exemplos reais e hipotéticos.

### 3. O SER HUMANO E O ALTRUÍSMO

O século XIX deixou uma valiosa herança para a Biologia, a hipótese de que as semelhanças entre grupos de animais e os seres humanos não são meras coincidências, e que essas semelhanças talvez sejam resquícios de uma remota época em que essas espécies e o ser humano eram uma única espécie. Essa ideia era absurda para o pensamento da época. Como o homem, no ápice da revolução industrial, com máquinas capazes de fazer o trabalho de dezenas de homens, civilizados, vestidos e dotados de uma comunicação tão complexa poderiam ter a mesma origem de animais selvagens? Foi com esse tipo de questionamento que Charles Darwin se deparou como resultado da publicação de seu livro “A Origem das Espécies”, em 1859. Darwin, com seu talento sem igual para perceber minúcias, teve a oportunidade de viajar por grande parte do planeta e exercer seu poder detalhista sobre uma miríade de espécies e percebeu algo que ia contra o pensamento criacionista da época: Os seres vivos estão mudando.

Darwin era também um teorizador espetacular e utilizou muito bem seus dados e seu tempo livre para levantar a hipótese da Seleção Natural e afirmar que os seres vivos estavam mudando e sempre tinham estado e, ainda, que as semelhanças entre eles tem uma origem comum, e isso incluía o ser humano. Muitos dos leitores da época ficaram perplexos com tal afirmação, já que as virtudes que o ser humano possuía e que julgavam que o faziam diferente dos demais seres vivos talvez não fossem tão exclusivas, afinal. Frans de Waal, em seu livro “Eu, primata” (2001), discorre sobre a ideia, altamente disseminada pelo senso comum, de que as boas atitudes, como ajudar o próximo ou ter compaixão por algum animal, denotam humanidade e as atitudes ditas ruins são selvagerias dignas de animais. De Waal usa um exemplo interessante: uma fêmea de bonobo, chamada Kuni, de um zoológico de Grã-Bretanha, viu um pássaro bater em uma vidraça de sua jaula e cair no chão machucado. O ímpeto de Kuni foi pegar o pequeno pássaro e tentar ajudá-lo a voar e em seguida ficou ao seu lado até que o pássaro conseguisse voar novamente.

Ninguém estranharia se, ao invés de uma jaula de zoológico, fosse uma janela de uma casa e, ao invés de um bonobo, fosse uma criança.

A empatia é um dos principais temas com grande área de interseção entre Psicologia e Evolução: para a Psicologia, nos estudos sobre relações pessoais e na Biologia, para cuidados parentais, formação de grupos e trabalhos coletivos. A origem da palavra vem de uma adaptação de uma palavra grega “*empathia*” para o alemão “*Einfühlung*”, significando afeto, e também para o inglês “*empathy*”, significando sentir e/ou entender o que o outro está sentindo sem ter necessariamente passado pela mesma experiência. (Titchener,1909).

A Psicologia separa a empatia em dois principais tipos. Eisenberg, em 2000, dá uma definição interessante de empatia emocional: diz que Empatia Emocional é uma resposta fisiológica e involuntária que surge ao visualizar outro indivíduo em determinado estado, sendo essa reação devida à percepção das emoções e reprodução das sensações sentidas pelo observado, por mais que o observador esteja em um estado completamente diferente do observado. Quando este indivíduo encontra-se em uma condição ruim, como sob risco de vida, por exemplo, a empatia emocional induz o observador a um estado de desconforto, quase como se estivesse na mesma situação. Esse desconforto é chamado de perturbação empática e pode ser o gatilho para uma ação altruísta. (Batson,2009) Uma região do cérebro em específico é responsável por essa simulação da condição de outrem. Ela se estende pelo sulco temporal superior e por outras áreas dos córtex pré-frontal e parietal, ligando-se ao sistema límbico, intimamente ligado ao emocional, pela ínsula (Fan *et al.*,2007).

Essa região não tem apenas esse papel, mas tem também um papel importantíssimo no aprendizado por observação, pois observar e copiar comportamentos demanda menos esforço do que tentar criar formas novas de realizar tarefas ou solucionar problemas. A empatia emocional é parte fundamental do fenômeno de contágio emocional, com o qual os bebês humanos já nascem, que é a capacidade de mimetizar expressões faciais de acordo com afetos positivos e negativos. (Dimberg *et al.*,2000) Esse tipo de empatia necessita de uma noção de individualidade, porém não necessariamente uma mente, como a proposta por Premack e Woodruff, em

1978, ou seja, não necessita da percepção de que o próprio estado mental é alheio ao dos outros indivíduos.

O segundo tipo de empatia, já mais complexa e menos comum, é chamada de cognitiva e, essa sim, depende do desenvolvimento de uma teoria da mente propriamente dita. Presente nos primatas, a empatia cognitiva permite ao animal identificar as emoções do outro, pensar em uma ajuda adequada, prever ações futuras ou até mesmo verificar a veracidade da emoção expressada (Blair,2005). Isso quer dizer que certas ações empáticas são tomadas conscientemente e outras são reações automáticas e posteriormente racionalizadas. (Lencastre,2010) Os neurônios espelhos não reproduzem exatamente as mesmas situações em que o observado se encontra, mas as compreendem e permitem uma reação adequada. Um bom exemplo disso foi um experimento realizado por Tania Singer (2004), no qual um grupo de pessoas foi submetido a estímulos dolorosos nas mãos e outro grupo de pessoas foi separado para observá-los. O estudo chegou à conclusão que o observador tem áreas cerebrais ativadas relacionadas ao sentimento que a dor causa, como inquietude e tristeza e não à dor física propriamente dita.

Voltando ao exemplo dado por de Waal, provavelmente Kuni utilizou os dois tipos de empatia. Primeiramente, ao visualizar o pássaro no chão, utilizou a empatia emocional, pois percebeu que o animal não estava em uma condição favorável e foi ajudá-lo, talvez por ter-se visualizado em uma situação de fragilidade e ter sido motivada por algum nível de perturbação empática. Em um segundo, momento utilizou a empatia cognitiva para entender realmente o que tinha acontecido e relacionar seu estado de fragilidade à impossibilidade de voar. Esse é um exemplo extremo de atitude altruísta na qual o indivíduo que executa a ação ajuda um indivíduo não geneticamente relacionado e não ganha nada em troca.

#### 4. SELEÇÃO INDIVIDUAL

Pelos fundamentos da Seleção Natural, comportamentos de autossacrifício não poderiam existir, pois qualquer característica que ofereça alguma dificuldade para um indivíduo procurar recursos, lutar ou até mesmo procurar um cônjuge, certamente o deixará a um passo atrás dos demais na constante corrida pela sobrevivência. O que significa que terá menos filhos e essas características de autossacrifício se extinguirão da população.

O início das teorias evolutivas já tinha uma ideia individualista da evolução. A ideia de que a prole herdaria características adquiridas pelos pais ao longo do seu tempo de vida aparentemente surgiu na Grécia com Hipócrates e permaneceu aceita no senso comum até mesmo por Darwin. Seu maior expoente foi Jean-Baptiste Lamarck que utilizou desse conceito, juntamente com os de impulso vital, necessidade e uso e desuso. Essa teoria lamarckiana consiste nas ideias que os seres vivos possuem um ímpeto pela sobrevivência, que suas características mais utilizadas são melhoradas, que as que são menos utilizadas tentem a piorar e sumir e que, desta maneira os indivíduos teriam filhos diferentes ao longo das gerações. O exemplo clássico utilizado é o pescoço da girafa: as girafas primitivas não possuíam pescoços longos, mas ao se esforçarem para alcançar os galhos mais altos seu pescoço foi crescendo e essa característica passou para sua prole (Burkhardt,2013).

As teorias de Lamarck são extremamente individualistas, o próprio indivíduo se esforça para conseguir recursos, a evolução acontece individualmente e em uma única geração já é possível ver uma mudança na característica. Darwin, por sua vez, tem um foco na competição entre e dentro das espécies, afirmando que toda característica existente tem como resultado a vantagem do indivíduo, aumentando sua capacidade de deixar descendentes. Alguns exemplos, como os insetos eusociais, causaram grandes problemas para Darwin, pois a esterilidade das fêmeas e o suicídio das abelhas *Apis* são traços nitidamente danosos ao indivíduo, pois impedem que seu material genético passe adiante (Darwin,1859).

A ideia intuitiva de que é natural existirem características altruístas permeou até mesmo a comunidade científica, que só começou a mudar o pensamento na década de 1920 com a Genética de Populações, que via cada indivíduo como portador dos alelos e a Seleção Natural agindo diretamente sobre eles. O auge desta mudança foi a Teoria Sintética da Evolução, que ocorreu de 1937 a 1950. Esse pensamento foi ganhando força até a década de 1960 com a publicação de alguns trabalhos que propunham outras teorias com soluções como comportamentos complexos, como William D. Hamilton, em 1964 e George C. Williams, em 1966.

Atualmente a Seleção Individual ainda é aceita na comunidade científica, embora existam outras teorias muito bem fundamentadas, como a Teoria da Seleção Multinível, que tem uma abordagem mais parcimoniosa e que admite também a Seleção Individual (Damuth; Heisler, 1988).

A Seleção Individual é bem compreensível, pois acontece de forma rápida e de fácil visualização. Um bom exemplo e problema de saúde pública tem relação com a utilização irregular de antibióticos. É sabido que não se deve interromper um tratamento de antibióticos, pois isto pode acarretar no retorno da infecção. Os antibióticos, de modo geral, agem inibindo alguma via de produção, inibindo a reprodução ou destruindo a membrana ou a parede celular, porém as bactérias são seres muito numerosos e de rápida reprodução e isso permite uma grande variedade dentro da mesma população. Essa variedade significa que nem todas as bactérias produzem as mesmas proteínas e que algumas produzem proteínas que outras não produzem. Mas dada a variedade surge ao acaso, por mutação, e permanece na população, caso seja vantajosa ou se não prejudicar a ponto de impossibilitar a reprodução. Alguma mutação presente em alguma bactéria pode resultar na resistência parcial ou até mesmo completa a alguns antibióticos. As primeiras doses do remédio eliminam as bactérias sem resistência alguma, contudo, aquelas com algum tipo de resistência persistem. O tratamento prolongado tem a função de eliminar as mais resistentes. Caso o tratamento seja interrompido, apenas as mais resistentes sobreviveram, essas irão se reproduzir e a infecção voltará apenas com bactérias mais resistentes.

Nesse exemplo, o antibiótico exerce o papel de pressão seletiva, que age individualmente sobre as bactérias, e mata aquelas que não possuem uma resistência. A pressão seletiva não induz a adaptação: a resistência ao antibiótico já existia, mas não oferecia vantagem até o momento do contato com o fármaco.

## 5. TEORIA DE JOGOS

É extremamente difícil estabelecer o que seria uma “unidade” quando se estuda a vida, desde unidade de ação da Seleção Natural, unidade fundamental da vida ou mesmo o que seria um indivíduo, já que todas as formas de vida interagem com outras ao decorrer da sua vida, por mais independente que a mesma pareça ser. Essas interações podem ser benéficas, podem resultar em um prejuízo ou mesmo não fazer diferença alguma. Podemos dividir essas interações em dois grandes grupos: interações de soma zero e interações de soma não-zero. No nosso dia-a-dia encontramos poucas interações de soma zero, são elas as situações em que um dos indivíduos ganha algo e o outro perde algo na mesma proporção, como o resultado de um furto por exemplo, se relevarmos o trauma psicológico da vítima, quem foi furtado perdeu uma quantia “x” em dinheiro e quem furtou ganhou essa quantia em dinheiro, logo  $x - x = 0$ . Outro exemplo seria uma partida de xadrez: se atribuirmos o valor de 1 para vitórias e -1 para derrotas, temos que a soma dos resultados da interação seria  $1 - 1 = 0$ . Contudo, na natureza as relações mais comuns e importantes são as de soma “não-zero”, nas quais a soma do resultado é diferente de zero, como por exemplo, as relações cooperativas.

Soma “zero” e “não-zero” são termos utilizados em uma área de estudos multidisciplinar chamada “Teoria de jogos”. Inicialmente utilizada para descrever pequenas interações de soma zero com o tempo foi sendo implementada para utilização no mercado financeiro rendendo diversos prêmios Nobel de Economia. Na década de 1970, John Maynard Smith utilizou seu conhecimento em Matemática e Biologia para aplicar Teoria de Jogos em interações biológicas, e teve resultados satisfatórios na área de Evolução de Comportamentos Cooperativos (Smith, 1979).

Robert Trivers publica em artigo em 1971 levantando uma série de hipóteses para a fixação de comportamentos altruístas recíprocos, ou seja, comportamentos onde dois ou mais animais cooperam resultando em vantagem para ambos. Suas sugestões baseiam-se na fixação ao acaso de

alelo responsável pelo comportamento altruísta, pelo fixação ocasionada por uma seleção de parentesco ou ainda de forma não aleatória a depender do custo benefício da fixação do alelo altruísta em relação ao custo causado pelas interações dos indivíduos que não possuem o alelo altruísta. Essa relação custo benefício se dá pela equação:

$$(1/p^2) (\sum b_k - \sum c_j) > (1/q^2) \sum b_m$$

Para que um comportamento altruísta gerado por um alelo se fixe na população, a diferença da soma dos benefícios  $b$  em  $k$  interações e a soma dos custos  $c$  em  $j$  interações em relação a frequência  $p$  do alelo responsável pelo comportamento cooperativo, deve ser maior que a soma dos benefícios  $b$  em  $m$  interações em relação a frequência  $q$  do alelo não cooperativo. Caso contrário, o alelo responsável pelo comportamento cooperativo será extinto da população. Essa hipótese mostra como seria vantajoso para um indivíduo portador de uma mutação para um comportamento egoísta em meio a uma sociedade altruísta, em uma população com 100 indivíduos se 99 forem altruístas e 1 egoísta. A diferença entre a vantagem e o prejuízo dos altruístas teria que ser mais de 100 vezes mais vantajosa do que o benefício adquirido pelo egoísta e, em populações maiores, essa diferença seria ainda maior. Entretanto, não é o que parece acontecer na natureza: essa equação descarta alguns fatores importantes, como o reconhecimento de quem coopera ou não, seja por memória, por identificação de parentesco ou mesmo por algum fenômeno semelhante à Teoria da Barba Verde, proposta por Dawkins.

Um clássico exemplo da retaliação a comportamentos egoístas foi descrito por G. S. Wilkinson, em 1984, ao relatar o compartilhamento de alimentos em morcegos hematófagos da espécie *Desmodus rotundus* da Costa Rica. Essa espécie necessita de alimentação diária, pois um intervalo de 24h sem se alimentar pode ser fatal. Os pesquisadores observaram que ao final da noite os morcegos que conseguiram sangue compartilham o sangue ingerido regurgitando-o na boca dos que não conseguiram se alimentar. Foi observada uma reciprocidade do ato: caso um dia o altruísta necessite de um pouco de sangue depois de uma noite mal sucedida, aquele que foi ajudado o ajudará. Entretanto, existem aqueles que usufruem do ato de bondade dos outros e não retribuem. Esses indivíduos egoístas são identificados pelos demais e sofrem

uma espécie de boicote, não recebendo mais doação de sangue. Receber alimento dos outros morcegos é extremamente vantajoso, dado que o receptor não precisa nem gastar energia procurando uma presa, caso perceba que não precisa. A vantagem concedida por esse comportamento egoísta é severamente punida, evitando que o, ou os, alelos que eventualmente possam levar a esse comportamento aumentem sua frequência na população.

As vezes um comportamento egoísta pode ser tão vantajoso que passa a estar presente em todos os indivíduos da população, como por exemplo os cucos europeus (*Clamator glandarius*). Os cucos europeus e os pássaros do gênero *Molothrus*, da família *Icteridae*, têm um hábito um tanto quanto egoísta. Eles não constroem ninhos, não cuidam dos próprios ovos e botam seus ovos em ninhos de pássaros de outras espécies. Possivelmente esse comportamento começou dentro da própria espécie, ao julgar pelo fato de uma série de outras espécies de pássaros colocarem seus ovos em ninhos de outros indivíduos da mesma espécie (Lyon,2008). Inicialmente achava-se que os receptores dos ovos dos aproveitadores não percebiam que os filhos não eram seus ou talvez não se importassem em cuidar deles. Um estudo de M. A. Chakra, publicado em 2014, identificou um comportamento nos cucos europeus que ajuda a entender essa relação entre o pássaro hospedeiro e o seu ovo. Ao observarem os hábitos dos cucos e dos pássaros cuidadores, perceberam que nem todos os pássaros aceitavam cuidar dos ovos dos cucos, jogando os ovos intrusos para fora do ninho. Em alguns casos observaram uma represália por parte dos pais cucos: eles invadiam o ninho e quebravam todos os ovos dos pássaros que rejeitaram seu ovo, gerando um grande prejuízo ao hospedeiro.

Ao analisarem mais cuidadosamente, perceberam que nem todos os receptores aceitam os ovos, nem todos os cucos são agressivos, nem todos os cucos colocam apenas um ovo nos ninhos e que alguns pássaros aceitam cuidar de mais um ovo. Observaram ainda, que outros hospedeiros têm uma tolerância menor e que alguns pássaros abandonam o ninho ao ver um ovo de cuco. Perceberam também que as vítimas mudam de estratégias de acordo com as interações anteriores, passando a cuidar dos ovos por saberem da represália dos cucos. A partir desses dados foi possível fazer um estudo de Teoria de Jogos sobre essa relação que inicialmente poderia parecer um

comportamento altruísta desses que foram descobertos vítimas. Ao gerarem uma simulação com múltiplas interações por indivíduo e ao longo de muitas gerações encontraram um equilíbrio dinâmico: a proporção entre cucos agressivos e não-agressivos e a proporção entre vítimas que rejeitavam ovos e as que não rejeitavam varia de forma cíclica.

A interpretação para isso é que conforme os pássaros rejeitam os ovos, os alelos para cucos agressivos aumentam sua frequência na população, pois eles terão mais filhos que chegam a vida adulta, devido às represálias. Com isso, a frequência dos alelos para pássaros que cuidam dos ovos de cucos também aumenta, pois gastam menos energia abandonando ninhos ou tendo seus ovos quebrados pelos cucos. Essa receptividade dos pássaros faz com que os alelos para cucos não agressivos seja mais vantajoso, pois esses não gastam tempo e energia vigiando seus ovos no ninho dos outros. Com cucos mais calmos, a população de pássaros que recebem ovos passa a ter uma frequência maior de alelos referentes a um comportamento de rejeição aos ovos do aproveitador, já que cuidar de um ou dois filhos a mais é algo custoso e já não é tão comum receber retaliações à rejeição, voltando ao início do ciclo. Os cucos conseguiram ter um alelo para um comportamento egoísta presente em todos os indivíduos da população e a característica agressiva de alguns garante que isso seja vantajoso para eles.

## 6. SELEÇÃO DE GRUPO

A ideia de que existam características que aumentem o potencial adaptativo de todo o grupo em detrimento do potencial do indivíduo é amplamente difundida no senso comum, de formas sutis por conta de comparações com a dinâmica social humana. A cooperação é fundamental para qualquer atividade realizada em sociedade e inclusive foi responsável por grandes marcos históricos.

O espírito beligerante do ser humano é um bom exemplo: toda nossa história é dividida por guerras e revoluções, sendo as guerras uma das maiores provas de sacrifício em prol de outros. Um soldado vai à guerra com a filosofia de matar ou morrer pelo país, por pessoa que nem conhece pessoalmente e esse ato é visto com admiração por aqueles que estão sendo defendidos. Algumas culturas elevam o auto sacrifício a um patamar glorioso, como os guerreiros seguidores do *Bushidô* (Caminho do guerreiro, em japonês) que estavam dispostos a morrer a qualquer momento, de acordo com a vontade de seu senhor feudal, considerando, inclusive, o suicídio como uma morte honrosa.

Grande parte das independências foi marcada por sacrifícios daqueles que ansiavam por um futuro melhor, sem nem ter certeza se o resultado seria satisfatório. Talvez o exemplo mais interessante de sacrifício em detrimento de um bem maior seja o surgimento da divisão de trabalho, sistema de produção que priva cada indivíduo de uma série de conhecimentos sobre a produção de muitos produtos e serviços, para que ele se especialize em apenas um e produza mais do que seria necessário para si e sua família. O comportamento de divisão de serviço não é uma exclusividade do ser humano, pois insetos sociais também o fazem mas, no nosso caso, baseia-se na premissa de que todos os serviços serão igualmente bem feitos, como uma forma de impedir aproveitadores, que produzem pouco ou com pouca qualidade e querem trocar por produtos ou serviços de qualidade.

A ideia da presença de características na natureza que favorecesse o grupo foi comum até a década de 60, mais precisamente até 1966 com a publicação *Adaptation and Natural Selection* de George C. Williams (Wilson,1983). Darwin acreditava que a unidade de seleção natural era o indivíduo, contudo, alguns comportamentos da ordem Hymenoptera desafiavam essa ideia. A esterilidade das fêmeas dessa ordem é uma clara contradição, uma vez que a sobrevivência e adaptação tem como consequência a produção de descendentes, indivíduos estéreis não podem contribuir com a produção de filhos, o que nos leva a pensar que todo o trabalho das fêmeas de uma colônia seja para contribuir com o grupo e não para aumentar a chance de ter seus próprios filhos. Outro comportamento contraditório e extremo é o surgimento do ferrão no gênero *Apis*. Teoricamente qualquer comportamento ou estrutura autodestrutiva não se fixa na população, ainda mais se for fatal, porém o ferrão que leva à morte quando utilizado está presente em diversas espécies deste gênero, o que significa que surgiu há bastante tempo e, por isto, deve ser vantajoso.

Para solucionar este problema, Darwin chegou à conclusão de que estas características obtiveram sucesso por concederem uma vantagem à comunidade. E que não via dificuldades na seleção da esterilidade de fêmeas, caso a fertilidade exclusiva da rainha fosse mais vantajoso para a comunidade (Darwin,1859). Essa não foi uma conclusão fácil para Darwin, ele sabia muito bem que esses exemplos eram o ponto fraco de sua teoria, pois sabia que além dos motivos supracitados a esterilidade diminui a variabilidade da população. Por outro lado, Wallace deixou bem clara sua posição em relação às unidades de seleção.

Em cartas trocadas com Darwin, Wallace diz que não vê desvantagem em grupos estéreis e que se existissem duas populações da mesma espécie, uma estéril e outra não, certamente a estéril substituiria a fértil (Ruse,1980). Darwin sabia da importância de deixar descendentes para a adaptação das espécies, porém a ausência da Genética não permitiu um avanço na teoria. Durante a década de 60, Maynard Smith e Hamilton ajudam a esclarecer as relações dos insetos sociais com as definições de Aptidão Inclusiva (Smith,1964) (Hamilton,1964). Ele acreditava que os comportamentos sociais

eram instintos, que eram herdáveis, que foi esse tipo de instinto que possibilitou o desenvolvimento da moral e da sociedade humana e que a moral não concede vantagem a um indivíduo, porém em sociedades primitivas uma tribo com a moral desenvolvida teria uma vantagem sobre outras que não a possuísem (Borello,2005). Esse exemplo expressa um claro pensamento em Seleção de Grupo.

Os pesquisadores utilizavam unidades de seleção variáveis, sendo o indivíduo para características morfológicas e o grupo para características comportamentais sociais, justamente pela dificuldade de interpretar o que poderia ser considerado como um organismo: esse não é um conceito tão simples. Na década de 1920, o pensamento começou a mudar com a utilização de Genética de Populações, com Tchetverikof, Haldane, Wright e Fisher, e, posteriormente, com a Teoria Sintética da Evolução, proposta por Mayr, Huxley, Simpson, Stebbins e principalmente Theodosius Dobzhansky, que via as variações nas frequências alélicas da população como processo de adaptação. Apenas em 1962 a teoria da Seleção de Grupos ganhou fôlego com a publicação do livro *Animal Dispersion*, onde Wynne-Edwards discutiu sobre a impossibilidade da fixação de características altruístas e cooperativas na população por Seleção Individual (Leigh,2010). Não utilizou nenhuma metodologia matemática para fortalecer sua teoria, apenas argumentou sobre o controle populacional e a formação de castas dentro de alguns grupos, o que ocorre naturalmente para que os recursos de uma população não se esgotem. Isso significa que alguns indivíduos aproveitam menos recursos para permitir que outros indivíduos tenham possibilidade de gerar descendentes (Wynne-Edwards,1962).

A década de 1960 foi muito prolífica para o desenvolvimento de teorias evolutivas, principalmente relacionadas a comportamentos altruístas. A publicação do livro de Wynne-Edwards gerou uma reação da comunidade acadêmica que não estava feliz com a volta da teoria de Seleção por Grupos. Maynard-Smith publicou um artigo em 1964 que discute as ideias de Wynne-Edwards sobre o desenvolvimento de características de controle populacional pela Seleção de Grupo, argumentando que não existe um controle populacional colaborativo: alguns indivíduos da população são naturalmente mais agressivos

ou acomodados e não economizam energia para conseguir um lugar com recursos à vontade. Em contrapartida, existem indivíduos que não escolhem tanto assim, preferindo não disputar um lugar prolífico, ficando satisfeitos com um lugar na periferia da região mais produtiva. Um exemplo elucidativo seria uma população de uma espécie hipotética de tamanduás: os mais agressivos disputam o território com o maior formigueiro, enquanto outros ficam satisfeitos com formigueiros pequenos ou com as formigas que transitam do formigueiro grande e alguns mais pacíficos ainda vieram a ficar sem recurso e desapareceram (Smith,1964). Os tamanduás agressivos que conseguiram muito recurso, porém, gastam muito tempo e energia defendendo o território, uma vez que seu posicionamento é almejado por outros. Esse tempo e energia gastos impedem que ele tenha muitos filhos. Aqueles que se contentaram com um pouco menos de recursos, não conseguem ter muitos filhos, pois possuem poucos recursos. Isso cria um gradiente de agressividade da população que acompanha a quantidade de recursos, mas a quantidade de filhos gerados por todos, independentemente da localização, é razoavelmente constante. Essa hipótese sugere que não existe uma parcimônia na exploração de recursos, mas uma competição individual que resulta em um aparente equilíbrio altruísta.

Em 1966, o já supracitado George C. Williams, inspirado pelas ideias da Seleção de Parentesco e Adaptação Inclusiva, reduz ainda mais a unidade de seleção, colocando agora os genes como entidades selecionáveis. Não necessariamente os genes separadamente, já que existem diversas interações não alélicas e diversos genes que podem ser afetados pela mesma pressão ambiental, uma vez que a mutação, que é o que dá origem à diversidade, ocorre no gene. Apenas em 1972, com a publicação do Gene Egoísta por R. Dawkins, o gene foi realmente elevado a Unidade de Seleção.

Durante a década de 1970, Maynard-Smith, que rechaçava a teoria da Seleção de Grupo, encontrou um impasse ao ponderar sobre a evolução do sexo nas espécies. O sexo parece nitidamente mais vantajoso, provavelmente pela presença na maioria dos animais e na vantagem mais imediata: a produção de indivíduos diferentes dos pais. O aumento da diversidade da população é uma vantagem indiscutível, uma vez que seu aumento aumenta o potencial adaptativo, e fazer isso de uma geração para outra é

indiscutivelmente vantajoso para a população. Outra vantagem seria a facilidade na retirada de alelos deletérios da população, por meio de permuta ou pelo fato do descendente ter apenas metade do genoma dos pais, logo, a chance de alelo deletério não passar para a prole é de 50%, o que é vantajoso para o indivíduo e para a população. Os genes também se beneficiam deste tipo de reprodução: pelo olhar do gene egoísta a oportunidade de uma gene trocar de cromossomo, ou até mesmo passar uma cópia sua para um cromossomo diferente do seu, aumenta a possibilidade de aumentar sua frequência na população.

Contrariando o que muito se ouve dizer, a reprodução sexuada não é a melhor forma de reproduzir e não traz apenas vantagens aos organismos. Inúmeras espécies sobrevivem muito bem sem ela e inúmeras outras a abandonaram. As plantas têm diversos exemplos de espécies que geram descendentes iguais aos genitores, como o dente-de-leão (*Taraxacum officinale*) que não precisa que seu óvulo seja fecundado para gerar um novo indivíduo. Nos insetos temos os machos de algumas espécies do gênero *Apis* e algumas espécies de afídeos que podem variar entre reprodução sexuada e partenogênese, que é uma das explicações para sua rápida reprodução. Em vertebrados a reprodução sexuada é tida como unanimidade, com poucos fogindo à regra. Peixes, anfíbios e répteis possuem poucas espécies que são capazes de se reproduzirem sem sexo. Até agora nenhuma espécie de ave ou mamífero foi catalogada com tal habilidade. Dentre os répteis o exemplo mais notável é o da espécie *Cnemidophorus uniparens* que teve tanto sucesso com partonegênese que não existem mais machos na população: todos os filhos são cópias idênticas da mãe. A presença destes exemplos invalida a ideia de que a reprodução assexuada é absolutamente menos vantajosa: ela possui algumas vantagens.

A fecundação é quase o oposto da divisão celular, pois duas células, os gametas, se fundem para formar uma, o zigoto e isso é chamado de duplo custo da reprodução sexuada. Animais partenogênicos não arcam com esse custo, uma vez que todo óvulo vem a se tornar um indivíduo: os milhões de espermatozoides desperdiçados tornam-se desnecessários. Algo que pode vir a se tornar uma vantagem é o fato do filho ser uma cópia do genitor. Maynard-

Smith usa uma analogia para elucidar essa questão: a reprodução sexuada é análoga a 10 bilhetes de números diferentes de uma loteria, já a reprodução assexuada 100 bilhetes com o mesmo número. Ou seja, a prole dos que se reproduzem sexuadamente tem mais chance de gerar um indivíduo com um potencial adaptativo maior, porém, caso o genitor já tenha um potencial adaptativo alto todos seus filhos também terão.

A reprodução assexuada confere uma vantagem imediata: mais filhos, todos iguais e gastando menos energia. A reprodução sexuada confere uma vantagem a longo prazo: uma prole menor, com metade do material genético de cada pai, porém mais diversa. Essa vantagem a longo prazo não é rápida o suficiente para ser categorizada como Seleção de Parentesco: a diversidade gerada é vantajosa a longo prazo, gerando uma vantagem para a população, ou até mesmo a espécie (Smith,1978). Para muitos pesquisadores da década de 1960, como George C. Williams, esse é o único exemplo válido de característica selecionada para o bem do grupo (Leigh,2010).

## 7. SELEÇÃO MULTINÍVEL

David S. Wilson, em 1975, plantou a semente do que viria a se tornar a teoria mais parcimoniosa da Seleção de Grupos e que explica vários casos de comportamentos altruístas que não se encaixam em Seleção de Parentesco ou em reciprocidade. A ideia da teoria da Seleção Multinível é relativizar caso a caso e levar em consideração diversos níveis de seleção, desde gene, célula, tecido, órgão, sistema, indivíduo, família, grupo, população até espécie, partindo do princípio que competição entre grupos favorece a seleção de características que beneficiam o grupo e competição entre indivíduos favorece a seleção de características que beneficiam o indivíduo. Em uma interação entre um indivíduo que tem um ímpeto de cooperar e outro que não coopera, a vantagem fica com o egoísta, porém em uma competição entre um grupo de egoístas e grupo que coopera entre si, o grupo altruísta sai em vantagem. Neste caso a característica de cooperação é selecionada negativamente em interações individuais, mas positivamente para o grupo.

Nos casos em que a definição do indivíduo não é tão clara, a teoria da Seleção Multinível torna-se mais compreensível. Cada colônia de sinofóforo é composta por muitos indivíduos conectados fisicamente e que se reproduzem assexuadamente, sendo que todas as suas funções são coordenadas por grupos de indivíduos, ao invés de tecidos, como acontece em organismos multicelulares convencionais. Todos são geneticamente muito semelhantes, mas executam tarefas diferentes para a manutenção da existência da colônia: Digestão, absorção de nutrientes, locomoção, defesa etc. Seria muita ingenuidade acreditar que as pressões seletivas atuam de forma independente para cada indivíduo da colônia, e seria ingenuidade acreditar que não existe uma pressão seletiva que atue de forma independente. Os indivíduos que não conseguem trabalhar em grupo são selecionados negativamente e como nem todos são exatamente iguais, existe uma competição dentro do grupo que fixa

na colônia aqueles que são mais efetivos no seu trabalho. Esse exemplo mostra um caso de diferentes níveis de seleção, porém Wilson acredita que isso acontece em todos os organismos, apenas não é algo que se perceba com tanta facilidade (Wilson,1975) (Damuth; Heisler,1988).

Atualmente, a teoria da Seleção de Grupos continua sendo estudada e aceita por alguns cientistas, porém com o nome de “Teoria da Seleção Multinível”, tendo D. S. Wilson como principal expoente. Martin A. Nowak, utilizando a ideia de seleção em diferentes níveis e a ideia de Darwin de que a origem dos comportamentos altruístas vieram de competição entre grupos, criou um modelo matemático para fixação de características cooperativas. Esse modelo leva em consideração o tamanho e o número de grupo em uma população e não a frequência alélica, ao contrário do modelo proposto por Trivers, em 1971. O modelo de Nowak mostra que oportunistas têm desvantagem em um grupo, pois aumenta a probabilidade de haver uma divisão do grupo. (Trauhulsen; Nowak,2006).

Um clássico exemplo de característica geralmente relacionada a algum benefício ao grupo é o Grito de Alerta. Essa característica não precisa ser necessariamente uma vocalização ou um som qualquer, mas sim qualquer ato que entregue sua posição a algum predador que esteja se aproximando, como um salto, por exemplo. Esse tipo de comportamento é, à primeira vista, danoso ao indivíduo que o executa, pois o coloca em evidência frente a um perigo iminente. Sherman, em 1977, observou ao longo de 3 anos o comportamento de uma espécie de esquilo chamada *Spermophilus beldingi*, que executa uma vocalização ao avistar um predador. Sherman, verificou uma série de hipóteses propostas por outros pesquisadores que possivelmente justificariam o comportamento da espécie: a vocalização de diversos animais gera confusão no predador, por não saber o real posicionamento das presas (C.Perrins,1968), eliminação do elemento surpresa do ataque (Smythe,1970), aviso aos familiares da presença do perigo (Smith,1977) (Williams,1966), aviso ao grupo como um todo (Wilson,1977), diminuição da probabilidade do mesmo predador caçá-lo, por saber que existe alguém alerta naquele local (Curio,1976) e aviso aos outros para garantir que um dia será avisado também (Trivers,1971).

Os esquilos possuem algumas peculiaridades ao executarem o grito de alerta, antes mesmo de gritar, o esquilo corre para uma localização mais privilegiada, como uma pedra alta no caso de um predador terrestre, evidenciando que ele está buscando segurança antes de executar o grito. Existem dois tipos diferentes de gritos, facilmente distinguíveis, um contínuo e outro com pequenas pausas, para identificar se o predador é terrestre ou voador, isso indica que o grito tem algum teor informativo para os demais. Não foram encontrados indícios que sustentem qualquer relação com alertar o predador, desmotivá-lo ou mesmo confundir-lo. Os esquilos vivem em grupos, junto aos seus parentes e o mais provável é que o grito seja realmente para alertar os parentes para que se escondam, porém nada impede que esquilos não aparentados ouçam o aviso e se escondam também (Sherman, 1977). Neste caso, essa característica beneficia o indivíduo, já que seus parentes terão uma maior chance de sobreviver, mas também beneficia quem está por perto de forma secundária. É um exemplo do surgimento de uma característica de cunho egoísta que acaba ajudando o grupo.

## **8. SELEÇÃO DE PARENTESCO E APTIDÃO INCLUSIVA**

É natural para a espécie humana que parentes tenham um tratamento diferencial e até mesmo altruísta, irmãos podem aparentar não gostarem muito um do outro, mas quando um está em perigo, de modo geral, o outro está disposto a ajudar. Pais, mães e, muitas vezes, até mesmo os avós dispendem muito tempo e dinheiro para cuidar dos filhos e garantir que consigam independência. Alguns grupos ao longo da história até mesmo utilizam alcunhas relacionadas a entes familiares, como pai, mãe, filhos e sobrinhos, para dar um tom familiar as relações do grupo. Isso não foge da Seleção Natural proposta por Darwin: os pais só querem que seus filhos gerem descendentes para que sua linhagem continue na população. Nas outras espécies, as relações familiares têm outras nuances que não são facilmente explicáveis sem a aplicação dos conhecimentos de Genética na teoria da Seleção Natural.

A cooperação é vantajosa quando realizada em grupo, quando um ato de cooperação é realizado em favor de alguém que não tem o ímpeto de cooperar, o colaborador tem prejuízo e nenhuma vantagem. A teoria de jogos é um modelo interessante para avaliar o risco e as vantagens de colaborar. Trivers, em 1971, disserta sobre como um egoísta pode ter vantagens em uma população de colaboradores, principalmente em populações que não possuam algum mecanismo de represália ao egoísta. É de consenso científico que o esforço para continuar vivo de todo organismo dentro da normalidade tem como finalidade passar seus alelos para frente (Dawkins,1976) e neste caso qualquer tipo de comportamento que aumente a chance de sobrevivência da prole é selecionado positivamente, pois quem gera mais filhos aumenta a frequência de seus alelos no patrimônio genético da população. O cuidado parental é um exemplo interessante. Algumas espécies sacrificam muito tempo

e recursos cuidando dos filhos, para garantir que cheguem à independência. Esse alto custo pode ser burlado, como no caso dos cucos europeus, citados na sessão sobre Teoria de Jogos.

Uma forma eficiente de reduzir a probabilidade de realizar atos de ajuda a indivíduos que não vão retribuir ou não são da família é utilizar algum tipo de marcação fenotípica, alguma característica identificável, que garanta que o indivíduo é seu aparentado, ou que seu ato altruísta não será desperdiçado. Essa identificação confere uma outra vantagem: ao perceber que um indivíduo é aparentado, é desvantajoso gerar um filho com ele, pois existe uma maior chance de gerar um filho com alguma característica deletéria em homozigose (Hamilton, 1964). O surgimento de um recurso que possibilite esse reconhecimento é extremamente improvável, por conta de sua complexidade. Hamilton teoriza sobre esse tipo de característica e chega à conclusão de que essas características existem e que idealmente devem satisfazer três condições; expressar um traço facilmente identificável, permitir que o portador identifique quem tem a mesma característica e conferir um ímpeto de colaborar com outros portadores da característica. Dawkins utiliza como exemplo uma barba verde como traço característico, que veio a se tornar o nome desta teoria.

Os seres humanos possuem um sistema análogo à barba verde, o sobrenome. Pessoas com mesmo sobrenome tem maior probabilidade de ser da mesma família, contudo, não é uma regra, existem pessoas com mesmo sobrenome que não são parentes e vice e versa. Existem outras três formas de uma possível identificação de aparentados: localização em comum, familiaridade e correspondência fenotípica.

Os morcegos hematófagos estudados por Wilkinson são um bom exemplo, depois de uma noite de alimentação os morcegos voltam para o mesmo local de partida, onde são realizadas as trocas de sangue entre os membros do grupo, a maior parte das fêmeas do grupo são aparentadas entre si, uma vez que os machos que chegam à idade reprodutiva migram para outros grupos. Dividir recursos com aqueles que estão naquele local é vantajoso, dado que aqueles que moram perto têm uma grande probabilidade de serem parentes, principalmente se forem fêmeas e copular com as fêmeas

que vivem distante torna-se vantajoso, já que a chance de serem parentes é menor. Isso significa que aqueles que vivem perto por muito tempo têm uma maior chance de serem aparentados. A lógica da familiaridade é parecida; para aqueles animais que possuem a capacidade de identificar e diferenciar indivíduos, aqueles que ele vê mais frequentemente tem mais probabilidade de ser seu aparentado. Os pássaros vítimas dos cucos utilizam a correspondência fenotípica para identificar que o filhote de cuco é diferente dos outros filhotes e, portanto, há uma grande chance de não ser parte de sua prole. (Cartwright,2000).

Influenciado pelas ideias da Teoria Genética da Evolução e por uma rejeição a explicar o surgimento de todo comportamento cooperativo por Seleção de Grupos, Hamilton sugere que os comportamentos altruístas tenham surgido para beneficiar os parentes (Hamilton,1963). Ao olhar da Seleção Individual, qualquer característica que ofereça qualquer tipo de desvantagem ao indivíduo tende a desaparecer na população ao longo das gerações. Hamilton, muito inteligentemente, resgata os conceitos da Genética de Populações e vê cada indivíduo como um conjunto de alelos e o cuidado parental como um esforço para garantir que a prole chegue à idade de espalhar mais ainda seus alelos. Essa seria uma explicação egoísta para um ato altruísta.

O trabalho publicado por Sewall Wright em 1922 influenciou bastante o trabalho de Hamilton ao criar o coeficiente de consanguinidade ( $r$ ), que é um valor que representa a distância entre dois indivíduos na genealogia. Gêmeos monozigóticos possuem  $r$  igual a 1, irmão germanos e pais e filhos possuem  $r$  igual 0,5, avós e netos 0,5 etc. Esse valor é numericamente igual à proporção de alelos iguais entre indivíduos. Ou seja, dois netos juntos possuem 50% dos alelos do avô, assim como um filho ou 4 bisnetos. Seguindo esse raciocínio, um pai que se sacrifica para garantir a vida para salvar 3 filhos está garantindo que continuem na população uma vez e meia suas cópias alélicas. A identificação de parentesco é uma forma de os animais terem uma noção de quais são os indivíduos que têm um maior coeficiente de consanguinidade.

Hamilton uniu as ideias de Wright com o conceito de aptidão darwiniana, ou valor adaptativo. Aptidão de um indivíduo é a chance de manter seus alelos

na população, baseado em quão adaptado é o seu fenótipo ao ambiente (Pianka,1994). Se extrapolarmos essa ideia aos outros espécimes da população que também possuem seus alelos temos uma definição mais abrangente de aptidão, que Hamilton chamou de Aptidão Inclusiva (Hamilton,1964). Logo, se surge uma mutação que tem como resultado um comportamento altruísta, ele pode se manter na população, desde que aumente a probabilidade dos aparentados do portador sobreviverem. Por isso a identificação de parentesco é importante, pois aquele que ajuda indiscriminadamente terá menos chance de passar esse alelo para frente. Imaginemos uma fêmea de uma espécie hipotética de mamífero que possui uma mutação que lhe confere o ímpeto de ajudar qualquer filhote, indiscriminadamente. É algo extremamente vantajoso para os pais, que não precisarão gastar tantos recursos para cuidar da sua prole e para os próprios filhotes que terão um cuidado extra, porém essa fêmea gastaria tanto tempo e energia com os filhotes dos outros que seria muito difícil cuidar dos seus e provavelmente não conseguiria passar essa mutação adiante.

Para que um alelo altruísta possa se manter na população, segundo Hamilton, o prejuízo  $c$  do indivíduo altruísta deve ser menor do que a vantagem conferida ao favorecido  $b$  em relação ao seu nível de proximidade, que seria seu coeficiente de consanguinidade  $r$ .

$$rb > c$$

Por essa lógica, comportamentos mais custosos só serão fixados na população se favorecerem entes familiares mais próximos. Em uma população é virtualmente impossível que dois indivíduos tenham um coeficiente de consanguinidade igual a zero e isso explicaria pequenos atos altruístas entre indivíduos não aparentados, que poderiam ser fixados desde que tenham um custo muito baixo a quem o executa (Hamilton,1964).

A estrutura eusocial dos Hymenoptera, que sempre ofereceram bastante dificuldade para o entendimento dos cientistas, poderia ser explicada por essa nova teoria. Hamilton utiliza o modelo haplodiploide para aplicar sua teoria. Nestes animais as fêmeas nascem de ovos fertilizados e os machos de ovos não fertilizados, portanto, as fêmeas são diploides e os machos haploides. Os

coeficientes de consanguinidade neste grupo seriam diferentes de uma família diploide. A mãe teria um coeficiente de 0,5 em relação as filhas, porém as filhas teriam um coeficiente de 0,75 entre si e isso quer dizer que, se uma irmã se sacrificar para salvar duas, ela estará salvando uma quantidade de cópias alélicas equivalente a todo o seu patrimônio e mais metade. Segundo a teoria, esse alto coeficiente de consanguinidade compensaria o ônus de comportamentos altruístas, como a infertilidade e o suicídio, no caso das *Apis*. Essa explicação foi bem aceita até 1976 quando Trivers percebeu um erro de Aritmética no trabalho de Hamilton que põe a validade de sua teoria em cheque. O coeficiente de consanguinidade entre as irmãs é realmente alto, porém entre as irmãs e os irmãos esse coeficiente é de apenas 0,25 e como machos e fêmeas estão presentes em números muito parecidos a média do coeficiente é de 0,5, que seria a mesma correlação de pais e filhos e irmãos germanos (Wilson,2005).

Outros fatos foram levantados para refutar a possibilidade da eusocialidade ter tido origem por conta da seleção de parentesco, como a existência de insetos eusociais diploides, colônias com rainhas não relacionadas aos demais insetos da colônia e mamíferos eusociais (Nowak,2010). Essas teorias recebem críticas até hoje, principalmente por não apresentarem casos testados de forma empírica (Trivers,1976) (Dawkins,1979) (Ross,1986) (Zahavi,1995) (Wilson,2005) (Nowak; Tarnita; Wilson,2010).

Ao que tudo indica, a Seleção de Parentesco tem seu valor para explicar como características altruístas se fixam em uma população, inclusive algumas características de espécies eusociais (Foster *et al*,2006), porém não explica todos os casos, assim como as outras teorias evolutivas. Vemos uma tendência a entender que diferentes características evoluem por mecanismos diferentes em níveis diferentes e seria muita ingenuidade acreditar que a Aptidão Inclusiva nada tem a ver com a presença do cuidado parental em uma grande parte dos grupos biológicos, já que a mesma não desmente a teoria da Seleção Natural proposta por Darwin, apenas adiciona um conhecimento genético a ela.

A dificuldade de encontrar exemplos que comprovem a existência da Seleção de Parentesco vem da impossibilidade de vê-la agindo sozinha. Na

realidade isso não é um problema, é uma tendência que surgiu nos anos 90 com Damuth e Heisler botando em pauta uma expansão hierárquica da teoria da Seleção Natural, onde diferentes características são selecionadas com diferentes níveis de seleção com diferentes unidades de seleção, que vêm a ser a teoria da Seleção Multinível (Damuth; Heisler,1988). Em 2010 Nowak e Wilson fizeram uma publicação levantando uma série de problemas relacionados à teoria da Aptidão Inclusiva e como ela não precisa ser utilizada para explicar a evolução de qualquer comportamento estudado na Sociobiologia. Seus argumentos baseiam-se na premissa de que existem métodos melhores de avaliação, como as teorias evolutivas de jogos. Essa publicação gerou uma revolta na comunidade científica e ainda em 2010, Abbot e outros 102 cientistas publicaram uma resposta ao artigo de Nowak e Wilson mostrando uma série de exemplos com fundamentação experimental que são explicados por Aptidão Inclusiva, entre eles: gritos de alerta, razão sexual, altruísmo, identificação de parentesco e a própria eusocialidade.

## **9. SELEÇÃO EM NÍVEL DE GENE**

A Biologia Evolutiva é uma parte da Ciência que estuda o passado através de um retrato do presente. Infelizmente esse retrato é terrivelmente mal conservado e alterado pelo tempo, mas teorizar o passado utilizando os vestígios presentes é a forma como essa área da Ciência evoluiu. Os vestígios fósseis são objetos valiosíssimos, pois permitem que essa teorização tenha mais fundamento e seja menos abstrata, porém à medida que se estudam eventos mais antigos, os fósseis ficam mais raros a ponto de não existirem vestígios da origem da vida. Isso é um problema, pois quem sabe entender como foi o início da vida nos permitisse entender a partir de que ponto a matéria inanimada passou a sofrer efeito da Seleção Natural e assim entender qual seria a primeira Unidade de Seleção. Assim, poderíamos saber se as formas primitivas de vida já apresentavam algum tipo de comportamento altruísta, formação de uma sociedade ou alguma interação não competitiva que fosse.

Alguns cientistas tentaram explicar qual seria a origem da vida através da suposição de qual seria a geologia da época. Oparin e Haldane teorizaram sobre a sopa primordial e o surgimento dos primeiros coacervados, e mais tardiamente Miller e Urey testaram a hipótese de forma experimental e

obtiveram como resultado a formação de algumas moléculas orgânicas, como formaldeído, acetileno e poucos aminoácidos e carboidratos, comprovando que moléculas orgânicas podem ter uma origem abiótica (Fry,2006). Anos depois, H. J. Muller propôs a formação espontânea de material genético como início da vida (Shapiro,2000). Partindo desses princípios Richard Dawkins teoriza que a vida teve início com moléculas capazes de autorreplicar, e as chamou de replicadores. Como a água da terra primitiva estaria cheia de matéria orgânica, esses replicadores a utilizariam para formar cópias por pura afinidade química, ou talvez formassem contra-cópias que, por consequência, fariam cópias da molécula original. Esses replicadores não copiavam sempre da forma correta, algum imprevisto poderia acontecer no processo e o resultado ser um pouco diferente do original. Essas mudanças foram se acumulando e apenas as moléculas mais estáveis se mantiveram no ambiente. Essa estabilidade poderia ser considerada um resultado da Seleção Natural, na qual as pressões seletivas são as leis físicas e interações químicas do ambiente. (Dawkins,1976).

Esses replicadores não fariam outra coisa a não ser replicar. É impróprio utilizar pensamentos teleológicos no estudo da evolução. A Evolução não tem uma meta, a Seleção Natural não acontece para dirigir os organismos até um ponto pré-determinado. O ser humano tem o hábito de aplicar esse tipo de pensamento a coisas inanimadas. Os replicadores replicam, mas não por terem um ímpeto de replicarem: sua constituição e conformação o permitem replicar (Berninghaus,2003). Enzimas também funcionam assim, elas não tem qualquer tipo de pensamento, ímpeto ou objetivo, elas catalisam uma reação porque isso acontece de forma espontânea e aquelas que não realizavam foram selecionadas negativamente.

As modificações que foram acontecendo aos poucos podem ter gerado um tipo de especialização, como por exemplo uma estrutura que possibilitasse quebrar outros replicadores ou estruturas que protegessem o replicador de ser quebrado por outros, formando uma espécie de competição primitiva. Essas estruturas podem ter evoluído a ponto de englobar os replicadores e tornarem-se cada vez mais complexas formando as células e os replicadores formando o material genético. Por mais que os replicadores tenham-se tornado diferentes

do início, ainda são replicadores e ainda replicam e ainda não possuem um ímpeto, apenas replicam (Dawkins,1976).

Essa teoria descreve a origem da de uma forma egoísta: se é vantajoso para um replicador destruir outro para utilizar sua matéria-prima para sobreviver, esse tipo de “comportamento” se manterá na natureza. Porém, vemos algo muito interessante nas células, o metabolismo precisa da ação de diversos genes para manter a homeostase, isso significa que os genes funcionam juntos e se formos extrapolar cada gene para uma espécie de replicador, eles estão trabalhando em conjunto. O que provavelmente aconteceu foi a união de replicadores que executavam diferentes tarefas além de replicar. Utilizando os exemplos citados, seria interessante uma associação entre o replicador especializado em destruir e o replicador especializado em defender-se. Seria um tipo de cooperação, extremamente vantajosa e nada altruísta.

Pensando por essa ótica, até mesmo comportamentos como cuidado parental e grito de socorro dos filhotes podem ser explicados de uma forma egoísta. Um filhote chora quando acha que está em perigo pelo resultado de algum alelo que foi selecionado positivamente ao expressar esse comportamento por aumentar a chance de sobrevivência. A mãe ao ouvir o choro corre para ajudá-lo, como resultado de um alelo que se manteve na população, já que os filhos têm cópias dos alelos da mãe e salvá-los faz com que mais cópias se espalhem pela população.

A teoria da Seleção a Nível de Gene não invalida a teoria da Seleção de Parentesco e vice e versa e, na verdade, funcionam muito bem juntas. Ao aplicar a regra de Hamilton em alguns exemplos, torna-se possível explicar comportamentos que pareceriam exemplos de altruísmo verdadeiro. Frans de Waal, em seu livro *The Bonobo and The Atheist*, relata um fato observado no centro de primatologia de Yerkes em Atlanta. Neste centro de estudos existia uma chimpanzé chamada Peony que vivia com mais alguns outros chimpanzés, ela era de idade e sofria com a artrite. Em momentos que sua dor se agravava, ela mostrava uma nítida dificuldade de se locomover e seus colegas mais jovens a ajudavam empurrando para subir em algum galho ou até mesmo buscando água dentro da boca e dando em sua boca para evitar que

ela andasse até a fonte. Peony já passou da idade reprodutiva e não haveria motivos para que os demais a ajudassem, já que não passará mais alelos para frente.

Pode-se imaginar que na população surjam alelos que não conferem um caráter cooperativo aos chimpanzés e também aconteçam mutações que confirmem um extremo altruísmo, a ponto de ser mais danoso do que vantajoso aos seus alelos. O meio-termo seria ajudar apenas os seus parentes que podem contribuir deixando mais cópias de alguns de seus alelos na população. Mas isso exigiria um refinamento absurdo na habilidade de reconhecimento de parentesco e de possibilidade de geração de filhos. Então o que acontece é a ajuda a todos os indivíduos que estão no grupo. Ajudar aqueles que não vão contribuir faz parte de prejuízo, representado pelo  $c$  na equação. Caso essas ajudas sem retorno para seus alelos tenham um prejuízo insignificante perto da vantagem de ajudar aqueles que geram um bom resultado, esse alelo permanece na população, por aumentar a chance de manter suas cópias nela. Essa é uma explicação completamente individualista para um ato aparentemente altruísta. Esta é a premissa da teoria da Seleção em Nível de Gene: qualquer característica fixada na população tem como causa o aumento da frequência do alelo respectivo a ela na população, sendo o altruísmo um mal-entendido ou um ruído em meio ao refinamento dos mecanismos de disseminação dos alelos.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

A expectativa média de vida do ser humano aproxima-se cada vez mais dos 100 anos de idade, isso representa apenas uma minúscula fração do tempo geológico, porém é tempo suficiente para um átomo de césio-137 oscilar aproximadamente  $3,0 \cdot 10^{19}$  vezes, segundo a oitava edição do Sistema Internacional de Unidades, e isso é algo difícil de imaginar. O cérebro humano tem dificuldade para entender medidas de tamanho, tempo e intensidade que não pertençam a seu cotidiano. É fácil imaginar quanto é 1 metro, um segundo ou o dano causado por uma explosão de fogo-de-artifício, mas 1 ano-luz, 1 milhão de anos ou o dano resultante de uma bomba atômica são inimagináveis.

Grande parte dos fenômenos evolutivos tem esse problema: eles atuam em escalas de tempo grandes o suficiente para fugir das escalas utilizadas no dia-a-dia e isso dificulta o entendimento de como esses processos acontecem. É provável que a dificuldade de desvendar completamente os processos que

dão origem a características vantajosas ao grupo tenha relação com a limitação que temos em compreender grandes intervalos de tempo. A teoria da Seleção Multinível prevê que características que confirmam vantagem ao indivíduo fixem-se primeiro e aquelas que confirmam vantagem em um nível acima surjam apenas quando o nível inferior já estiver estabelecido. Isto equivale aproximadamente a dizer que a vantagem conferida ao grupo é apenas um resíduo da real função da característica individual. É provável, portanto, que nunca percebamos o surgimento deste tipo de traço.

A intensidade das pressões ambientais ou das vantagens evolutivas concedidas por características também geram dificuldades na compreensão de alguns fenômenos. No exemplo dos esquilos da espécie *Spermophilus beldingi* e seu grito de alerta, Sherman levanta uma série de hipóteses para entender qual seria a real vantagem desta característica, pois não é algo nitidamente vantajoso (Sherman, 1977). O ônus é mais aparente que a vantagem, já que a vantagem desta característica é justamente a entrega da posição do esquilo que grita, que também é ônus. Os parentes do esquilo precisam saber qual sua posição para procurar abrigo contra os predadores. É fácil entender a fixação desta característica na população, uma vez que é vantajosa para a prole e ajuda a manter seus alelos na população. A parte mais controversa é admitir que os outros grupos de esquilos da região obtenham vantagem com grito de alarme, pois, por mais diminuta que seja essa vantagem, ela pode ser o ponto crítico na competição entre dois grupos ou espécies de esquilos.

Estranhamente os eventos evolutivos funcionam da forma inversa aos problemas da física. Na Física, o resultado da interação entre um grande número de moléculas é facilmente previsível, porém à medida que se diminui a escala, os movimentos tornam-se imprevisíveis e aleatórios e as leis propostas por Newton passam a não se aplicar, pois o acúmulo de variáveis atuantes sobre a partícula torna seu comportamento caótico (Spencer *et al*, 2012). No caso da Biologia acontece o oposto: fenômenos evolutivos que consideram apenas um indivíduo, ou até mesmo um gene, como unidade evolutiva são explicados com mais facilidade e aqueles que envolvem mais de um indivíduo como unidade de seleção, são mais complexos e sempre acabam gerando controvérsias, por mais que sejam da mesma espécie. A própria Genética de

Populações mostra isso ao estudar variações nas frequências alélicas da população que acontecem ao acaso. Um grupo de seres admite muitas variáveis, como competição com diversas outras espécies e microclima que podem variar mesmo dentro da mesma população. Essas diversas interações tornam difícil a compreensão de fenômenos que envolvem muitos indivíduos.

Talvez a dificuldade da comunidade científica em explicar esses fenômenos de grupo esteja diminuindo com a teoria da Seleção Multinível, que tem a premissa da hierarquização das características. E é possível que olhar o funcionamento de uma mesma característica em diversos níveis de seleção facilite a percepção de haver ou não vantagem ao grupo, já que esta forma de seleção é a mais parcimoniosa e não tira o valor de nenhuma das outras formas, aceitando a existência de todas, em intensidades diferentes.

Ao ler sobre unidades de seleção e altruísmo é virtualmente impossível não traçar paralelos com as relações humanas, pois as semelhanças com os exemplos de outras espécies presentes na literatura são evidentes. A Seleção de Parentesco é um bom exemplo, pois o cuidado parental e a relação com a família são algo importante em todas as culturas humanas. Podemos extrapolar os conceitos de identificação de parentesco para diversos casos do cotidiano, como o nepotismo, que consiste em colocar alguém em uma função, por mais que não seja a pessoa mais capacitada para o cargo, simplesmente pelo fato de ser alguém da família. Nos esportes vemos pessoas nutrindo esperanças e defendendo pessoas ou equipes simplesmente pelo fato de serem de sua região. Até mesmo pensamentos nacionalistas podem surgir pelo sentimento de superioridade dos semelhantes, pois, como visto, aqueles que se parecem, vivem no mesmo lugar ou se vêem muito tem uma maior probabilidade de possuir alelos em comum.

O que o ser humano fez foi refinar a identificação de parentesco, dar sobrenomes para identificar os aparentados e identificar as nacionalidades com nomes, assim algum parente desconhecido pode passar a gerar alguma empatia. Como nas demais espécies, existem os aproveitadores, aqueles que fingem ser de uma família ou ter alguma característica que desperte uma empatia nos outros para tirar proveito e no nosso caso, usamos os documentos

como método de comprovação da informação, para impedir o surgimento desses aproveitadores.

A extrapolação da Etologia para a nossa estrutura social pode ser produtiva, mas existe o perigo iminente daqueles que, por má-fé ou falta de compreensão, utilizem as origens de algum comportamento em comum com outros animais para julgá-lo correto, normal ou para diminuir a gravidade de um delito cometido. Frankena, em 1939, nomeou esse tipo de argumentação falaciosa como Falácia Naturalista.

Nossa moral é algo cultural, de cada povo, e foi construída, cada uma delas, pelas sociedades, à medida que as mesmas foram evoluindo. Foram passando de boca a boca ao longo das gerações e em alguns casos foram escritas e assumiram a forma de constituição ou código penal. Essa moral tem o intuito de tolher certas atitudes para manter o nosso estado social, que é vantajoso para cada indivíduo. A vida em sociedade permitiu a divisão de trabalho, divisão de turnos de vigília, surgimento da linguagem e da tecnologia e diversas outras vantagens para os indivíduos da nossa espécie. O infanticídio, o estupro e a agressão às fêmeas estão presentes nos chimpanzés, porém seria extrema ignorância acreditar que a presença deste tipo de conduta na nossa sociedade não seja algo danoso à estrutura social (Sussman,1999).

Os estudos que relacionam comportamento dos outros animais ao humano, principalmente os relativos ao cuidado parental e altruísmo, podem passar uma sensação de frieza para a comunidade não científica, assim como aconteceu com Darwin durante a publicação de seu livro. Mas vale ressaltar que esses estudos não servem para reduzir o cuidado dos pais ao egoísmo de manter seus alelos na população, e sim compreender a origem dessas atitudes. Os sentimentos envolvidos em qualquer relação humana são reais e não devem, de forma alguma, serem diminuídos ou desconsiderados.

## REFERÊNCIAS

ABBOT, P., ABE, J., ALCOCK, J., ALIZON, S., ALPEDRINHA, J. A. C., ANDERSSON, M., BALSHINE, S. Inclusive fitness theory and eusociality. **Nature**, 471, E1-E4, 2011.

BATSON, C. D. These Things Called Empathy: Eight Related but Distinct Phenomena. In: Decety, J., Ickes, W. (Eds.), **The Social Neuroscience of Empathy**. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 3-15, 2009.

BERNINGHAUS, S., GÜTH, W., & KLIEMT, H. From teleology to evolution. **Journal of Evolutionary Economics**, v. 13, p. 385-410, 2003.

BLAIR, R. J. R. Responding to the emotions of others: Dissociating forms of empathy through the study of typical and psychiatric populations. **Consciousness and Cognition**, v. 14, p. 698-718, 2005.

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

BURKHARDT, R. W. Lamarck, Evolution, and the Inheritance of Acquired Characters. **Genetics**, v. 194, p.793-805, 2013.

- CARTWRIGHT, J. **Evolution and Human Behavior**. Cambridge: MIT Press, 2001.
- CHAKRA, A. M., HILBE, C., & TRAUlsen, A. Plastic behaviors in hosts promote the emergence of retaliatory parasites. **Scientific Reports**, v. 4:4251, p. 1-7, 2014.
- CURIO, E., **The Ethology of Predation**, Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1976.
- DAMUTH, J., & HEISLER, I. L. Alternative formulations of multilevel selection. **Biology & Philosophy**, v. 3, p. 407-430, 1988.
- DAWKINS, R. Twelve misunderstandings of kin selection. **Z. Tierpsychol**, v. 51, p. 184-200, 1979.
- de WAAL, F. B. M. **The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections of a Primatologist**, New York: Basic Books, 2001.
- DIMBERG, U., THUNBERG, M., ELMEHED, K. Unconscious facial reactions to emotional facial expressions. **Psychol. Sci**, v. 11, p. 86-89, 2000.
- EISENBERG, N., Emotion, Regulation, and Moral Development. **Annu. Rev. Psychol.** V. 51, p. 665-697, 2000.
- FAN, Y., DUNCAN, N., de GRECK, M. e NORTHOFF, G. Is there a core neural network in empathy? An fMRI based quantitative meta-analysis. **Neuroscience and Biobehavioral reviews**, v. 35, p. 903-911, 2007.
- FOSTER, K., WENSELEERS, T., & RATNIEKS, F. Kin selection is the key to altruism. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 57-60, 2006.
- FRANKENA, W. K. The naturalistic fallacy. **Oxford University Press**. v. 48, p. 464-477, 1939.
- FRY, I. The origins of research into the origins of life. **Endeavour**, v. 30, p. 24-28, 2006.
- GLADDEN, P. R., BAKER, F. C. & SNOW, K. E., Social Selection for Human Altruism. **Springer International Publishing**, p. 1-4, 2018.
- HAMILTON, W. D. The Evolution of Altruistic Behavior. **The American Naturalist**, v. 97, p.354-356, 1963
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, p.1-16, 1964.
- HARPENDING, H. C., & SOBUS, J. Sociopathy as an adaptation. **Ethology & Sociobiology**, v. 8, p.63-72, 1987.
- LEIGH Jr, E. G. The group selection controversy. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, p.6-19, 2010.
- LENCASTRE, M. P. A. Bondade, Altruísmo e Cooperação. Considerações evolutivas para a educação e a ética ambiental. **Rev. Lusófona de Educação, Lisboa**, v. 15, p. 113-124, 2010.

LYON E., BRUCE & EADIE, J. Conspecific Brood Parasitism in Birds: A Life-History Perspective. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 39, p. 343-363, 2008.

MACEDONIA, J. M., & EVANS, C. S. Essay on Contemporary Issues in Ethology: Variation among Mammalian Alarm Call Systems and the Problem of Meaning in Animal Signals. **Ethology**, v. 93, n. 177-197, 2010.

NOWAK M. A, TARNITA CE, WILSON EO. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, p. 1057-1062, 2010.

NOWAK, M. A. Five Rules for the Evolution of Cooperation. **Science**, v. 314, p. 1560-1563, 2006.

PERRINS, C. M. The purpose of high-intensity alarm calls in small passerines. **Ibis**, v. 110, p. 200-201, 1968.

PIANKA, E. **Evolutionary Ecology**. New York: HarperCollins, 1994.

PREMACK, D., e WOODRUFF, G. Does the chimpanzee have a theory of mind? **The Behavioral and Brain Sciences**, v. 4, p. 5-526, 1978.

ROSS, K. G. Kin selection and the problem of sperm utilization in social insects. **Nature**, v. 323, p. 798-800, 1986.

RUSE, M. Charles Darwin and group selection. **Annals of Science**, v. 37, p. 615-630, 1980.

SHAPIRO, R. A Replicator Was Not Involved in the Origin of Life. **IUBMB Life**, v. 49, p. 173-176, 2000.

SHERMAN, P. W. Nepotism and the Evolution of Alarm Calls. **Science**, v. 197, p. 1246-1253, 1977.

SINGER, T., SEYMOUR, B., O'DOHERTY, J., KAUBE, H., DOLAN, R. J., & FRITH, C. D. Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. **Science**, v. 303, p. 1157-1161, 2004.

SMITH, J. M. Group Selection and Kin Selection. **Nature**, v. 201, p. 1145-1147, 1964.

SMITH, J. M., **A evolução do sexo**. São Paulo: Editora Unesp, 2012.

SMYTHE N. A. Zahavi, in Evolutionary Aspects of Ecology, **The American Naturalist** v. 104, p. 491-494, 1970.

SUSSMAN, R. W. The Myth of Man the Hunter, Man the Killer and the Evolution of Human Morality. **Zygon**, v. 34, p. 453-471, 1999.

SPRENGER, M., NICOLINI, P., & BLEICHER, M. Physics on the smallest scales: an introduction to minimal length phenomenology. **European Journal of Physics**, v. 33, p. 853-862, 2012.

TRAULSEN, A., & NOWAK, M. A. Evolution of cooperation by multilevel selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, p. 10952-10955. 2006.

- TRIVERS R. L. Evolution of Reciprocal Altruism. **Q Rev. Biol.**, v. 46, p. 35-57, 1971.
- WILKINSON, G.S. Reciprocal food sharing in vampire bats. **Nature** v. 308, p. 181-184, 1984.
- WILLIAMS, G. C., **Adaptation and Natural Selection**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1966.
- WILSON D. S., The Group selection controversy: History and current status. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 14, p. 159-187, 1983.
- WILSON, D. S. A theory of group selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 72, p. 143-146, 1975.
- WILSON, D. S. Structured demes and the evolution of group-advantageous traits. **The American Naturalist**, v. 111, p. 157-185, 1977.
- WILSON, E. Kin Selection as the Key to Altruism: Its Rise and Fall. **Social Research**, v. 72, p. 159-166, 2005.
- WRIGHT, S. Coefficients of Inbreeding and Relationship. **The American Naturalist**, v. 56, p. 330-338, 1922.
- WRIGHT, S. Tempo and mode in evolution: a critical review. **Ecology**, v. 26, p. 415-419, 1945.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. **Animal Dispersion in Relation to Social Behavior**. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.
- ZAHAVI, A. Altruism as a Handicap: The Limitations of Kin Selection and Reciprocity. **Journal of Avian Biology**, v. 26, p. 1-3, 1995.