

Cucos, formigas, abelhas e a evolução dos instintos Cuckoos, ants, bees and the evolution of instincts

César Ades

Universidade de São Paulo. São Paulo, São Paulo, Brasil

Resumo: Neste artigo, abordo o capítulo VII de "A Origem das Espécies" (Instinto), no qual Charles Darwin efetua uma aplicação da teoria da evolução por seleção natural ao domínio dos instintos, inaugurando a análise biológica do comportamento. Darwin pretendeu mostrar a possibilidade de uma evolução gradual no caso de exemplos complexos como o parasitismo de ninhada do cuco, o hábito escravagista de formigas e a construção das células do favo de abelhas melíferas. Atribuiu ao comportamento um caráter funcional, comparou espécies próximas para reconstituir etapas evolucionárias, colocou os cálculos de custo e benefício e de otimização subjacentes à seleção do comportamento, indicou aspectos de competição entre espécies e de manipulação de umas por outras, e utilizou o pensamento da seleção de grupo para dar conta da presença de indivíduos estéreis em insetos eusociais. Mais do que soluções e resultados, Darwin traz, no capítulo Instinto, argumentos e uma proposta paradigmática para a análise dos comportamentos típicos da espécie, verdadeiro ponto de partida para as abordagens atuais da etologia e da ecologia comportamental.

Palavras-chave: Charles Darwin. Instinto. Ecologia comportamental. Etologia.

Abstract: In this paper, I examine Chapter VII of "The Origin of Species" (Instinct), in which Charles Darwin applies evolutionary theory by natural selection to the instinct domain and lays the foundations of a biological analysis of behavior. Darwin intended to show the possibility of gradual evolution in the case of complex behaviors such as brood parasitism in cuckoos, slave-making habits in ants and geometrical cell building in honey bees. Darwin attributed functional value to behavioral characters, used the comparison of related species' behavior as a way to infer evolutionary stages, gave cost-and-benefit and optimization processes a role as selection criteria, took into account aspects of behavioral competition and manipulation and gave a group selection approach to the question of sterile castes of eusocial insects. More than results and solutions, Darwin offered, in his chapter about Instinct, a paradigm for the analysis of species typical behaviors, a true starting point for modern approaches such as ethology and behavioral ecology.

Keywords: Charles Darwin. Instinct. Behavioral ecology. Ethology.

ADES, César. Cucos, formigas, abelhas e a evolução dos instintos. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas**, v. 7, n. 1, p. 179-194, jan.-abr. 2012.

Autor para correspondência: César Ades (*in memoriam*).

Recebido em 08/09/2011

Aprovado em 11/02/2012



INTRODUÇÃO¹

Numa carta a Asa Gray, Charles Darwin (1809-1882), interessado pela evolução da linguagem, escreve: “eu gostaria que alguém pudesse conservar muitos dos macacos mais barulhentos em semi-liberdade, para estudar os seus meios de comunicação!” (F. Darwin, 1887b, p. 390-391). Esta frase, premonitória dos estudos que hoje se fazem sobre a comunicação vocal e gestual de primatas, inclusive do ponto de vista evolutivo (Demolin *et al.*, 2010; Zuberbühler *et al.*, 2011), coloca bem o caráter programático e instigante do pensamento de Darwin. Abordou um número grande de assuntos, em áreas diversas, não apenas como quem se preocupa em anotar e descrever, mas como quem está testando a validade de um esquema geral de pensamento, pondo, por assim dizer, os dados a favor da argumentação e testando limites da própria certeza frente à descrença de um interlocutor possível. Legou-nos, além das interpretações, dicas de como levar adiante a aplicação do modelo com, evidentemente, a chance de reformulações e até desmentidos. Na enorme massa de conhecimentos de que agora dispomos, impressiona a permanência do esquema evolucionista básico, dentro de progressos que realizam sugestões implícitas de Darwin, mas que muitas vezes nos levam muito além do que Darwin poderia ter imaginado.

A contribuição de Darwin para a área do comportamento humano está prenunciada na frase famosa que ele colocou no final de “A Origem das Espécies” e na qual supôs que, num futuro distante (não tão distante assim, conforme Ades, 2009a), seriam alcançadas “bases mais seguras” (evolucionárias) para a Psicologia. O desenvolvimento recente das abordagens biológicas ao comportamento humano e da psicologia evolucionária mostra um desdobramento importante do programa sugerido (Ades, 2009b). Essa contribuição também se

encontra no livro em que Darwin (1872) acumula dados minuciosos sobre como se manifestam as emoções no rosto e no corpo, e no qual ele utiliza métodos que seriam retomados em bases mais seguras muito mais tarde – a partir, principalmente, da redescoberta, quase cem anos depois, feita pelo psicólogo americano Ekman (1973).

Abordo aqui o capítulo VII, denominado Instinto, de “A Origem das Espécies” (Darwin, 1859)², um texto notável no qual Darwin pretendeu demonstrar que os instintos, tanto quanto as estruturas corporais dos animais, se originaram de um processo gradual de seleção natural. Era um desafio. Não existia, na época, conhecimento das bases fisiológicas que permitisse que os instintos fossem avaliados como se avaliam os aspectos morfológicos. Além disso, e principalmente, a própria perfeição dos instintos os colocava como impossíveis de serem explicados pelo acúmulo de pequenas alterações. Eles pareciam (muitos deles, pelo menos) tão perfeitamente integrados e funcionais que não havia como pensar o seu surgimento a não ser de forma inteira e mediada teologicamente, do mesmo jeito como, de acordo com o argumento de Paley (1802), um relógio de peças ajustadas e de funcionamento perfeito implica a existência de um relojoeiro. Não era fácil desistir da intencionalidade e defender um relojoeiro cego.

O capítulo Instinto representa um exercício teórico, para o qual Darwin escolheu temas difíceis, instintos complexos e aparentemente inexplicáveis como a colocação, pelo cuco, de ovos em ninhos alheios; o execrável hábito escravagista das formigas (a palavra é de Darwin, que não conseguia disfarçar sua condenação à escravidão humana e transferia o seu sentimento para as formigas); a perfeição geométrica dos favos das abelhas; e a curiosa existência de indivíduos estéreis em colônias de himenópteros. Darwin poderia ter selecionado exemplos mais simples, talvez mais apropriados para comprovar de

¹ Versão de uma apresentação feita durante o simpósio “150 anos de ‘A Origem das Espécies’: uma celebração”, realizado no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, entre 23 e 27 de novembro de 2009, coordenado pelo Professor Rui Murrieta.

² Usei a primeira edição, em fac-símile, de “A Origem das Espécies”, disponível na internet, e preferi traduzir os trechos citados no meu texto.

modo rigoroso a transformação evolutiva dos instintos, mas era melhor, para convencer, ir direto para o mais espantoso. Se fosse possível dar conta “do mais maravilhoso de todos os instintos conhecidos, o da abelha melífera” (Darwin, 1859, p. 14), decorreria a validade dos casos mais simples.

O capítulo Instinto não tira apenas seu motivo e seu valor da contraposição às teorias criacionistas. Ele inaugura uma maneira de analisar o comportamento animal que prefigura a etologia e o estudo moderno do tema. Coloca, pela primeira vez, o comportamento instintivo como matéria bruta sobre a qual se exercem os efeitos seletivos, e o torna equivalente a outros caracteres, capaz de ser transmitido, eliminado ou transformado num processo histórico de preservação e mudança.

Este aspecto fundador de Darwin em relação à etologia nem sempre foi posto em destaque. Há uma tendência em situar o ponto de partida em Lorenz e Tinbergen, dado o seu papel na elaboração do esquema teórico e dos conceitos que gerações de estudantes e estudiosos assimilaram, como eu e meus colegas do Departamento de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo (padrão fixo de ação, energia específica de ação, estímulo signo, mecanismo liberador inato etc.), e a sua tomada de posição defensiva quando choveram críticas behavioristas e outras. Também se dá como inicial a proposta lorenziana de considerar respostas inatas “como se fossem órgãos” e sua tentativa de chegar, a partir de uma taxonomia baseada em atos motores, ao estabelecimento de filogenias. Relendo o artigo sobre os objetivos e métodos da etologia, no qual Tinbergen homenageia os 60 anos de Lorenz, estranhei não ver Darwin citado uma vez sequer, e Lorenz ser colocado como o pensador que “nos levou a olhar para o comportamento através dos olhos de biólogos” (Tinbergen, 1963, p. 411). Entre os precursores, Tinbergen cita Heinroth, Whitman, Huxley, Verwey, mas a árvore de descendência teórica recua certamente mais, e leva a

Darwin. É verdade que Lorenz, no prefácio à edição do livro de Darwin (2000) sobre a expressão das emoções, reconhece a prioridade e o coloca como o santo padroeiro da etologia. Os testemunhos mais recentes concorrem em achar que “a origem do campo moderno da etologia comparativa está na Origem das Espécies” (Burghardt, 2009, p. 104), e que “cada passo no desenvolvimento [da biologia do comportamento] encontrou apoio e destaque na força do pensamento darwiniano” (Thierry, 2010, p. 195).

Neste artigo, empreendo uma leitura do capítulo Instinto, indo atrás da transmutação através da qual Darwin inseriu o comportamento no campo da seleção natural e das dificuldades com as quais se defrontou. Não farei uma revisão das fontes e das influências sobre Darwin, nem uma comparação sistemática com a etologia e a ecologia comportamental, os dois desenvolvimentos pós-darwinianos mais importantes. Apenas, quando necessário, farei uma referência a desdobramentos mais recentes³. “A Origem das Espécies”, como o próprio Darwin qualificou, constitui um longo argumento: o capítulo Instinto é um argumento especialmente relevante dentro do argumento geral.

DARWIN, OBSERVADOR DO COMPORTAMENTO

Darwin se insere na tradição dos naturalistas curiosos que se interessam por tudo e que prestam atenção em todos os detalhes. Escreveu a respeito de sua rotina no Beagle: “Durante uma parte do dia eu escrevia meu diário e me empenhava em descrever minuciosa e vividamente tudo que havia visto; essa era uma boa prática” (F. Darwin, 1887a, p. 62-63).

O diário de Darwin está repleto de observações comportamentais. Abrangem aves e mamíferos, mas também peixes, anfíbios, répteis, insetos e aracnídeos, e abordam vários aspectos: forrageamento, defesa, locomoção, comunicação, reprodução, social (Pérez *et al.*, 2007). Darwin foi um observador minucioso, que

³ Não abordarei a questão relevante dos “instintos domésticos”, que Darwin usa de forma estratégica em seu capítulo Instinto (Waters, 2003), deixando sua análise para outro trabalho.

tomou o comportamento espontâneo dos animais como base, de uma maneira que depois seria defendida pelos etólogos clássicos, críticos da psicologia de animais feita em laboratório e centrada em respostas arbitrárias. Não há ruptura do movimento descritivo, em Darwin, entre a abordagem ao comportamento e a outros caracteres. Não parece que ele considere o comportamento como uma categoria à parte. Termos mentalistas são, às vezes, encontrados, como quando ele escreve que formigas de uma espécie pequena atacam vizinhas muito maiores “com uma coragem surpreendente”, ou que outras formigas matam “sem dó os seus oponentes menores”. Os termos trazem o jeito que se usa para falar de ações humanas, mas não alienam a descrição de seu conteúdo de observação direta.

A qualidade da observação se nota, por exemplo, na descrição do comportamento defensivo de uma aranha de teia geométrica, uma Epeira, que Darwin não identifica, mas que deve ser *Argiope argentata*, e que ele observou no Rio de Janeiro:

Quando perturbada, ela age diferentemente, de acordo com as circunstâncias: se houver uma moita abaixo, ela cai de repente... se o chão for liso embaixo, a Epeira raramente cai, mas se move rapidamente através de uma passagem central, de um lado para o outro. Quando ainda perturbada, ela executa uma manobra das mais curiosas: permanecendo no centro, ela agita violentamente a teia, presa a ramos elásticos, até que esta adquira um movimento vibratório tão rápido que mesmo os contornos do corpo da aranha se tornam indistintos (Darwin, 1845, p. 37).

É uma descrição acurada, com menção implícita à função dos comportamentos observados, no estilo das descrições que naturalistas da época de Darwin também faziam. É interessante a suposição de que a aranha muda o seu comportamento defensivo de acordo com o contexto: cai se houver grama no meio da qual possa se esconder; atravessa a teia (pondo esta entre ela e o predador) em caso contrário. Não encontrei na literatura da área pesquisa que abordasse a questão.

O QUE É INSTINTO?

Darwin não define ‘instinto’. Ele o toma com a significação que lhe dá o senso comum: é uma ação que parece inteligente, mas é feita sem qualquer experiência e sem consciência dos propósitos, por muitos animais, em especial por animais muito jovens, características que garantem a sua origem hereditária. Mesmo assim, instinto e experiência não são, para ele, categorias exclusivas. Darwin escreve que “uma pequena dose de juízo ou de razão (...) frequentemente se manifesta mesmo em animais situados muito embaixo na escala da natureza” (Darwin, 1859, p. 234). Um caso interessante se encontra em uma carta que Darwin mandou ao “Gardener’s Chronicle” em 16 de agosto de 1841 (portanto, bem antes da redação definitiva do capítulo Instinto), na qual descreveu, com minúcia, onde e como zangões fazem furos na base de flores para alcançar o néctar sem ter que entrar corola adentro. Darwin notou que as abelhas comuns, quando se dirigiam às mesmas plantas, exploravam as corolas e acabavam descobrindo e explorando os orifícios feitos pelos zangões, por ensaio-e-erro e aprendizagem, e até, se formos pela intuição de Darwin, por imitação!

O número reduzido das abelhas melíferas sobre o *Pentstemon* [a flor explorada pelos zangões], sua falta evidente de habilidade em encontrar os orifícios e o tamanho pequeno de suas mandíbulas, fazem com que eu tenha pouca dúvida de que estavam aproveitando o trabalho e o exemplo dos zangões; se isto se confirmar, será, acredito, um exemplo muito instrutivo de aquisição de conhecimento em insetos. Nós nos espantaríamos se um gênero de macacos adotasse de outro um modo particular de abrir frutos de casca dura; muito mais deveria nos espantar uma tribo de insetos, tão preeminente em suas faculdades instintivas, que se supõe geralmente que estejam em razão oposta do intelecto! (Darwin, 1841, carta 607).

Esta concepção, ‘mesclada’ de instinto e cognição, não era privativa de Darwin. Encontra-se em autores que ele tinha lido (Brougham, 1839, citado por Lustig, 2009). Também havia quem, na época, sustentasse a opinião

oposta, como o naturalista francês Fabre, para quem o instinto era impermeável à experiência⁴:

No psiquismo do inseto, dois domínios muito diferentes têm de ser distinguidos. Um deles é o instinto propriamente dito, o impulso inconsciente que preside ao que de mais maravilhoso o animal realiza. Quando a experiência e a imitação não têm utilidade alguma, o instinto impõe a sua lei inflexível (Fabre, 1989, p. 789).

Desenvolvimentos mais recentes nos levam de volta à posição interativa. Cada vez mais comuns, na literatura, são estudos em que se investiga (e descobre) a ação reguladora e transformadora do ambiente sobre o comportamento e sobre os genes. Não mais a concepção dos domínios do inato e do adquirido como modulares e totalmente encapsulados (qualquer dicotomia cria o problema de se entender como é que cada um dos termos interage com o outro), mas uma visão sistêmica em que a estereotipia e flexibilidade, ambas inseridas no cabedal adaptativo, regulam as ações do animal ao longo de seu desenvolvimento. Um belo exemplo é o caso das aranhas, durante muito tempo consideradas, inclusive por Fabre, como animais cartesianos, exemplos perfeitos da pré-programação do comportamento. Sabe-se, hoje, que memória e aprendizagem permeiam a maioria, se não todos, os seus processos comportamentais (Ades, 2007; Herberstein, 2011). A existência desta organização e a reconsideração atual do papel do fenótipo no processo evolutivo podem representar dificuldades para a teoria evolucionária, talvez não tanto para Darwin, que via no hábito um fator possível para a fixação de caracteres.

INSTINTO: ENTRE O HÁBITO HEREDITÁRIO E A SELEÇÃO

Darwin sempre acreditou na ideia de que comportamentos adquiridos pudessem acabar sendo incorporados e transmitidos, e, na sua análise das expressões emocionais, colocou este mecanismo evolutivo como preponderante

(Darwin, 1872). Na análise do instinto, ao contrário, ele diminuiu a sua importância em favor da seleção natural, uma tomada de posição que teve consequências essenciais para o desenvolvimento das teorias evolutivas do comportamento:

Seria um erro sério supor que a maioria dos instintos são adquiridos por hábito numa geração e depois transmitidos por herança às gerações subsequentes. Pode-se mostrar claramente que os instintos mais maravilhosos que conhecemos, ou seja, os das abelhas e de muitas formigas, não poderiam ter sido adquiridos através do hábito (Darwin, 1859, p. 209).

A linha do argumento começa aqui. Se há evolução do comportamento instintivo, nele então têm de ser demonstrados os aspectos que definem a teoria da seleção natural, pelo menos em casos escolhidos que representem os outros. A escolha de casos complexos garante, por extensão, a validade do argumento.

Seriam estas as condições básicas para a demonstração: que exista variação herdável de um determinado instinto dentro da espécie e que uma ou mais destas variantes ofereçam vantagem do ponto de vista da sobrevivência e da reprodução aos indivíduos que as manifestam, num certo contexto ambiental. Darwin coloca como certo o fato de o comportamento ter valor de sobrevivência (aptidão darwiniana) e não se preocupa em rastrear as origens, do mesmo jeito que não quis remontar aos primórdios da vida, mas mostrar como novidades podem se incorporar ao patrimônio de uma espécie por meio da interação com as condições mutáveis do ambiente.

Tem de ser universalmente aceito que os instintos são tão importantes quanto a estrutura corpórea para o sucesso de cada espécie, dentro de suas condições presentes de vida. Sob condições de vida modificadas, é pelo menos possível que pequenas modificações no instinto sejam proveitosas para uma espécie; e se for possível mostrar que os instintos variam nem que seja pouco, então eu não vejo dificuldade em pensar que a seleção natural preserve e acumule continuamente variações do

⁴ Mais tarde, o primeiro Lorenz também colocaria inato e aprendido como domínios distintos (Brigandt, 2005).

instinto na extensão que sejam proveitosas. Foi assim que se originaram, creio, todos os instintos complexos e maravilhosos (Darwin, 1859, p. 209).

Uma condição essencial, para Darwin, é que as mudanças fixadas pela seleção natural sejam graduais: para ser completa, a demonstração deveria incluir indicações a respeito da existência de estados intermediários. Como as modificações do instinto não podem ser apreendidas diretamente, numa linhagem direta, é preciso recorrer ao esforço comparativo para reconstituir as suas etapas.

Nenhum instinto complexo pode ser produzido por seleção natural, exceto pelo lento e gradual acúmulo de muitas variações pequenas, porém proveitosas. Assim, como no caso das estruturas corpóreas, deveríamos encontrar na natureza não as gradações transicionais pelas quais cada instinto complexo foi adquirido – pois estas só poderiam ser encontradas nos ancestrais diretos de cada espécie –, mas deveríamos encontrar, nas linhas colaterais de descendência, alguma evidência destas gradações; ou deveríamos, pelo menos, poder mostrar que gradações de algum tipo são possíveis; e isto podemos certamente fazer (Darwin, 1859, p. 209-210).

A proposta de usar linhas colaterais para chegar ao conhecimento das transições evolutivas durante a formação de um instinto é audaciosa, porque indireta. Parte da ideia que semelhanças entre espécies indicam ancestralidade comum e que é possível, a partir do parentesco, entender as diferenças entre espécies aparentadas atuais como indicativas de uma sequência histórica. Está na base do desenvolvimento das poderosas técnicas cladísticas de hoje e, em particular, do uso do comportamento como elemento para a reconstrução filogenética (Wenzel, 2010).

Na ausência de provas cabais, pelo menos a indicação de que “gradações de algum tipo são possíveis (...)”. Esta colocação, cautelosa, de Darwin, qualifica muitos dos argumentos do capítulo Instinto que não chegam a constituir-se a partir de provas, mas da possibilidade de que as formas comportamentais possam ter-se originado, passo a passo, de um processo evolucionista. Darwin, que reconstitui e procede no campo da probabilidade, assim mesmo se coloca seguro

de suas afirmações: “Estou bem ciente de que estas afirmações gerais, sem fatos fornecidos com detalhe, não produzirão mais que um fraco efeito sobre a mente dos leitores. Posso apenas colocar novamente minha segurança de que não estou falando sem boas evidências” (Darwin, 1859, p. 212).

O FALSO ALTRUÍSMO DOS AFÍDEOS

“O instinto de cada espécie é vantajoso para a espécie, mas nunca é, tanto quanto podemos julgar, produzido para vantagem exclusiva de outras” (Darwin, 1859, p. 210). Não há altruísmo, no sentido de dádiva sem retorno, entre espécies. Um caso em que o princípio parece desmentido é o das espécies de formigas que visitam regularmente aglomerações de afídeos e aproveitam as gotículas de seiva (melada) que os pulgões produzem, quando estimulados pelas antenas em seu abdômen. Não sendo aceitável a hipótese de benefício unilateral, Darwin supôs que, por ser muito viscosa a secreção, poderia incomodar os pulgões, fazendo com que acolhessem como vantagem a estimulação das formigas. Parece um tanto hipotética (ingênua até) esta explicação. Outras, mais recentes, esclarecem melhor o caso e mostram a troca envolvida. Os afídeos se beneficiam, de fato, da proteção que as formigas ‘ordenhadeiras’ lhes oferecem em relação aos predadores: há índices maiores de sobrevivência das colônias quando atendidas por formigas (Way, 1963). Mais ainda: certos pulgões atraem as formigas, soltando gotículas de secreção do alto dos galhos, como sinais (Del-Claro e Oliveira, 1996). A troca nem sempre é justa, pois pode haver manipulação: há formigas que impedem o deslocamento dos afídeos, cortando-lhes as asas ou inibindo seu movimento por meio de substâncias semioquímicas (Oliver *et al.*, 2007). Mas Darwin certamente tinha consciência da possibilidade de manipulação de uma espécie por outra.

CUCOS E A VARIABILIDADE DO INSTINTO

A favor da ideia de que os instintos variam dentro da espécie, Darwin fornece vários casos. Aves há que diferem na época ou trajetória de sua migração ou então no seu



comportamento defensivo (serão mais ou menos ariscas em função da história de contatos com o ser humano: o medo do ser humano é menor, por exemplo, em ilhas do que no continente). A vantagem de uma das variantes asseguraria sua seleção e disseminação na espécie.

O comportamento da fêmea do cuco que escolhe o ninho de outras espécies para colocar os seus ovos não varia dentro da espécie ou, pelo menos, Darwin não o coloca como tal. A variação pode ser surpreendida em espécies diferentes, suficientemente próximas. Darwin recorre à comparação entre o cuco europeu, que pratica o parasitismo, e o cuco americano, que não o pratica, supondo que representem duas etapas evolutivas, a segunda espécie funcionando como ancestral da primeira. O ato de botar um ovo em um ninho alheio, inicialmente executado ao acaso, desencadearia, se vantajoso, um aumento gradativo de frequência e a fixação do instinto na população.

A tendência de o cuco europeu parasitar ninhos alheios talvez se deva ao fato de esta espécie colocar seus ovos de forma assíncrona, atrapalhando assim a distribuição dos cuidados parentais e motivando o advento de alternativas. O cuco americano também bota seus ovos em sucessão, mas dentro do próprio ninho. Supondo que o ancestral do cuco europeu fosse como o americano, dado a usar um ninho por ele construído, mas que, eventualmente (diferenças no instinto), algum indivíduo colocasse um ovo em outro ninho:

Se a ave mais velha tirasse proveito deste hábito ocasional ou se os seus filhotes se tornassem mais vigorosos pela vantagem de se aproveitarem mais do instinto materno enganado da outra ave do que do oferecido pela própria mãe, inevitavelmente atrapalhada, uma vez que tivesse ovos e filhotes de diferentes idades ao mesmo tempo; então as aves mais velhas ou os filhotes adotados alcançariam uma vantagem. E a analogia me levaria a crer que os filhotes assim criados seriam propensos a seguir pela herança o hábito ocasional e aberrante de sua mãe e, por sua vez, seriam propensos a botar os seus ovos nos ninhos de outras aves, tendo assim sucesso na criação de seus filhotes (Darwin, 1859, p. 217).

O raciocínio é perfeito, mas baseado numa sequência apenas plausível de eventos, uma teoria imaginativa

preenche as lacunas. Para reforçar um pouco mais a sua tese, Darwin usa de analogia e cita espécies com hábitos análogos, abelhas que têm sua morfologia adaptada para parasitar; vespas que, encontrando um inseto paralisado por outras, botam nele o seu próprio ovo; avestruzes que juntam seus ovos no mesmo ninho, depois atendidos pelo macho, um comportamento curioso também encontrado nas nossas emas, mas que não constitui parasitismo propriamente dito.

O que parece hoje relevante, no caso do cuco e das espécies das quais se aproveita, são as relações de manipulação de uma espécie por outra, que implicam benefício, num caso, e perda de aptidão, no outro. Por que será que a espécie hospedeira tolera o parasitismo? Seria de se esperar que a espécie parasitada desenvolvesse mecanismos mais aptos para rechaçar a outra ou para reconhecer e eliminar os ovos impostos; e que a espécie parasita encontrasse modos mais eficientes de burla, por exemplo, tornar os seus ovos mais parecidos aos da espécie hospedeira. A evolução se daria, assim, por adaptações recíprocas, pelo aperfeiçoamento das estratégias de manipulação e contra-manipulação. A pesquisa agora aborda, em espécies existentes, os aspectos parciais de uma dinâmica que tem a lógica darwiniana do custo e do benefício (Winfree, 1999), e na qual a flexibilidade e a aprendizagem podem manifestar-se, complementando a adaptação (Campobello e Sealy, 2011).

Muitas aves parasitam a sua própria espécie, mais de duzentas espécies (Lyon e Eadie, 2008). Darwin poderia ter usado esse fato na sua reconstituição do caminho evolutivo para o parasitismo de ninhada: faz sentido que tudo tenha começado dentro da própria espécie, os ovos impostos poderiam ter diferenças mínimas em relação aos legítimos e a probabilidade de aceitação dos filhotes alheios seria grande. O instinto seria, em etapas seguintes e se houvesse condições, generalizado para formas interespecíficas. Mas isso exigiria reconhecer que a manipulação começa na própria espécie, uma ideia que talvez incomodasse Darwin.

O ODIOSO INSTINTO DAS FORMIGAS ESCRAVAGISTAS

Trata-se de mais um caso em que uma espécie se aproveita da mão de obra de outra, sem retribuição alguma. Darwin deixa transparecer sua antipatia por este tipo de exploração, transpondo para o animal, mesmo que de forma metafórica, um senso de valores muito humano (Lustig, 2009). Sabe-se o quanto Darwin, que pertencia a uma família abolicionista, tinha se ressentido de ver o tratamento dado aos escravos durante a sua visita ao Brasil. De qualquer maneira, odioso ou não, este instinto era de uma complexidade instigante e merecia exame. De novo, a variabilidade: as espécies escravagistas diferem na sua dependência em relação à espécie escravizada: de *Formica sanguinea*, relativamente autônoma, a *F. rufescens*, que “sem sua ajuda, seria extinta em apenas um ano” (Darwin, 1859, p. 219). Se somente contássemos com observações de *F. rufescens*, a perfeição e a completude do instinto dificultariam uma explicação evolucionista, por faltarem elementos de comparação e dicas sobre etapas graduais de aquisição. Diferenças na manifestação do instinto em populações da mesma espécie reforçam a validade do pressuposto gradualista (de acordo com Darwin, as formigas *F. sanguinea* da Suíça dependeriam mais de suas escravas do que as da Inglaterra).

Darwin se vale, em parte, de suas próprias observações sobre *F. sanguinea*, presente no sul da Inglaterra. Descreve como as escravas, que são sempre operárias de *F. fusca* e bem menores do que as outras, defendem o ninho destas quando perturbado e até auxiliam no transporte das larvas de *F. sanguinea* para lugares seguros, o que sugere o quanto elas “se sentem em casa” (Darwin, 1859, p. 220). Mas nem sempre permanecem em casa. Darwin as viu acompanhar a subida de suas donas em árvores, provavelmente em busca de afídeos. Darwin testemunhou a defesa vigorosa de *F. fusca* diante de uma invasão de *F. sanguinea* e o transporte das *F. fusca*, mortas em combate para o ninho das invasoras, como item de ingestão.

A explicação para o instinto escravagista segue o modelo da variação ocasional e da seleção por vantagens adaptativas. Pupas, carregadas junto com outros indivíduos como produto de incursões predatórias, poderiam ocasionalmente sobreviver, desenvolvendo, no ninho das invasoras, as suas atividades típicas, instintivas, de cuidado:

Se a sua presença fosse útil à espécie que as capturou – se fosse mais vantajoso a esta espécie capturar operárias do que engendrâ-las – o hábito de recolher pupas originalmente como alimento poderia ser fortalecido pela seleção natural e transformado em hábito permanente para o propósito muito diferente de criar escravos (Darwin, 1859, p. 223-224).

Merece atenção a referência implícita ao cálculo evolutivo de custos-benefícios: um traço (uso de indivíduos de outra espécie como escravos) só é fixado se o benefício que proporciona exceder o de soluções alternativas (criar as próprias pupas, por exemplo).

A GEOMETRIA SIMPLIFICADA DOS ALVÉOLOS DA ABELHA

Os alvéolos da abelha melífera são prismas hexagonais, com paredes que se ajustam às células adjacentes com uma base em pirâmide invertida, feita de três losangos iguais. Construídos de uma forma coletiva por uma massa de abelhas no ambiente escuro da colmeia, elas parecem obedecer a uma intencionalidade feita de cálculos e previsão, seu formato proporciona uma economia de cera e otimiza o volume do mel armazenado. Não parecem explicáveis por uma teoria que postula mudanças por etapas pequenas. Como poderia cada parâmetro da célula de cera ter sido acrescentado ao padrão em etapa independente das outras? “Seja lá quais foram os instintos que você escolhe, parecerá de imediato inconcebível como possam gerar todos os ângulos e planos necessários, ou mesmo como podem perceber que foram corretamente dispostos”, escreve Darwin, logo acrescentando: “Mas a dificuldade não é tão grande quanto inicialmente parece: pode se mostrar, eu acredito, que todo este trabalho



bonito decorre de poucos instintos muito simples” (Darwin, 1859, p. 224).

Estamos diante de uma linha de argumentação diferente: não detectar ou imaginar possíveis variantes individuais de um instinto capazes de originar novidade através de um diferencial de aptidão, mas remontar, frente à estrutura complexa, aos elementos simples que dão conta dela, reduzindo espanto e engenharia. O relógio de Paley não requer um planejador externo para explicar seu movimento, apenas uma soma de ajustes internos.

Cabe, de qualquer maneira, recorrer às comparações entre espécies para estabelecer a trajetória evolutiva. Darwin estabelece uma série gradativa, tendo num extremo as estruturas muito irregulares dos zangões e, de outro, os alvéolos hexagonais das abelhas melíferas. Em algum lugar, no intervalo, as células para armazenamento de mel de abelhas indígenas, *Melipona*, que, segundo Darwin, seriam

quase esféricas e de tamanho quase igual (...) construídas em proximidade tal umas das outras que teriam que se intersectar ou se romper umas nas outras se as esferas tivessem sido completadas; mas isto nunca ocorre, as abelhas constroem paredes de cera perfeitamente lisas entre as esferas (...) (Darwin, 1859, p. 225).

A parede lisa, na intersecção entre células esféricas, é tomada por Darwin como precursora das células hexagonais. É uma verdadeira façanha de imaginação: a série dos instintos de construção de alvéolos adquire, assim, continuidade geométrica e operacional e se candidata a ser evolutiva. Se as meliponas fizessem iguais as suas células com o mesmo tamanho, sugere Darwin, e se as dispusessem a distâncias iguais umas das outras, em dupla camada, produziriam algo com a perfeição do favo de mel.

Através destas modificações dos instintos, que não são muito espantosas – pouco mais espantosas do que as que guiam uma ave na construção de seu ninho –, acredito que a abelha tenha adquirido, pela seleção natural, suas capacidades arquiteturais inimitáveis (Darwin, 1859, p. 227-228).

O algoritmo de construção da abelha inclui: manter-se à mesma distância das outras, escavar com a mesma velocidade, formar furos esféricos de mesmo diâmetro, mas não deixar que as esferas se rompam umas às outras. Pequenos princípios cuja soma gera o favo de maravilhosa regularidade.

Para verificar aspectos de sua hipótese de uma modificação interativa do programa de construção, Darwin colocou uma placa de cera entre dois favos e verificou que as abelhas, de cada lado, escavavam até o ponto em que haveria risco de perfuração, caso continuassem. Elas, então, passavam a construir paredes lisas, próximo à intersecção. Darwin dispôs, então, no mesmo lugar, uma placa de cera mais fina, colorida de vermelho. As abelhas interromperam a escavação mais cedo do que na observação precedente – como seria previsto se tivessem alguma maneira de avaliar a espessura do material no qual trabalhavam (e a espessura da própria escavação) – e elaboraram, como fundo, uma placa fina de cera colorida que, Darwin suspeita, teria sido feita de maneira conjugada pelas abelhas que estavam em células correspondentes, de cada lado do favo.

Uma dificuldade ‘subversiva’ com a sua teoria (se a forma hexagonal decorre das ações conjuntas de vários insetos trabalhando em proximidade, como explicar que sejam hexagonais as células situadas na periferia do favo?) não tinha escapado a Darwin, talvez algum leitor de seu capítulo a tivesse enunciado. Ele apenas a menciona e imagina que talvez uma operária pudesse, alternando-se nos lados interno e externo da célula, chegar sozinha à estrutura adequada.

Confirmando a observação de Huber de que abelhas individuais deslocam-se de uma célula a outra, distribuindo o seu trabalho, Darwin colocou cera vermelha nas margens de uma célula, ou na periferia do favo em construção:

Invariavelmente, eu verificava que a cor tinha sido difundida pelas abelhas do modo mais delicado que há – tão delicado que poderia ter sido feito por um pintor com o seu pincel –, átomos da cera colorida eram levados do ponto de colocação e inseridos nas bordas crescentes das células ao redor (Darwin, 1859, p. 232).



A construção das células, tal como interpretada por Darwin, dá margem para ser compreendida em termos de auto-organização, ou seja, de um processo em que “os padrões ao nível global do sistema emergem apenas a partir das múltiplas interações entre os componentes básicos do sistema (...) as regras que especificam as interações entre os componentes do sistema são executadas usando-se apenas uma informação local, sem referência ao padrão global” (Camazine *et al.*, 2001, p. 8). A geometria das células emerge da reação dos indivíduos ao seu contexto imediato. Esta reação não se guia a partir de uma representação da estrutura final e nem se pauta por um plano partilhado pelos diferentes atores e em que estariam definidos os papéis diferentes de cada qual, mas se constitui de rotinas comportamentais relativamente simples (manter a distância em relação a outras, escavar um furo arredondado, modificar a construção quando em contato com o fundo da superfície de escavação etc.). O produto final, que antropomorficamente atribuímos a uma inteligência capaz de integrar informações múltiplas, emerge do ponto a ponto das rotinas comportamentais. A integração das perspectivas de auto-organização comportamental no contexto evolutivo, no caso dos insetos sociais, promete desenvolvimentos relevantes e inovadores (Duarte *et al.*, 2011).

A análise da construção do favo através de blocos de cera põe em relevo uma característica de Darwin enquanto estudioso do comportamento: não apenas observar e descrever, mas interferir experimentalmente, substituir o contexto natural por outro, de maneira a evidenciar os processos em jogo. Quando quis entender a curiosa cessão de uma gota de melada do pulgão para a formiga, Darwin os observou com uma lupa e, como não houvesse secreção espontânea, tentou replicar o contato da antena da formiga cutucando o abdômen do afídeo com um fio de cabelo, sem sucesso. Há uma analogia com o uso de modelos pelos etólogos. Para analisar a causação do comportamento de bicar o bico materno ou paterno pelo filhote da gaviota *Larus argentatus*, Tinbergen usou réplicas de papelão nas quais eram manipuladas a existência, a cor e a posição da mancha

vermelha típica no bico amarelo do adulto, concluindo que a cor vermelha era um desencadeador primordial, um estímulo-signo para a bicada (Tinbergen, 1951; ver, contudo, ten Cate *et al.*, 2009).

UMA DIFICULDADE ESPECIAL: AS CASTAS ESTÉREIS DOS INSETOS SOCIAIS

De todas as dificuldades com as quais se defrontava Darwin no projeto de aplicar o pensamento evolutivo aos instintos, a mais séria e a que seria fatal (o termo é dele) para a teoria como um todo era a existência de castas estéreis em insetos sociais, diferentes das sexuadas na morfologia e no comportamento e também diferentes de uma casta para outra. Era um material propício para teorias criacionistas. Darwin acaba encontrando uma explicação que, nos termos de Lustig (2009, p. 122), representa “uma triunfante transubstanciação do plano teológico de explicação num plano material”.

Uma ideia triunfante é de que “a seleção pode aplicar-se à família tanto quanto ao indivíduo” (Darwin, 1859, p. 237), isto é, caracteres benéficos ao grupo, mesmo quando implicam heterogeneidade de estrutura ou instinto, podem ser selecionados, em relação ao outro grupo em que estejam inexistentes. Nesta perspectiva, deixaria de representar um mistério a presença de indivíduos estéreis, enquanto tais, numa população:

Pode-se mostrar que alguns insetos e outros animais articulados tornam-se, às vezes, estéreis na natureza; e caso estes insetos sejam sociais e caso tenha sido proveitoso para a comunidade que alguns, dentre eles, fossem gerados anualmente com a capacidade de trabalhar, mas sem a capacidade de procriar, não vejo uma dificuldade em ter sido isso um produto da seleção natural (Darwin, 1859, p. 236).

Este modo de aplicação da seleção natural permite que diferenças internas ao grupo social possam ser transmitidas e permitem, em particular, que atos altruístas, que não impliquem benefício para o indivíduo, possam ser mantidos, se benéficos para o grupo. Mas como explicar



as diferenças estruturais (e de comportamento) marcantes entre indivíduos sexuados e estéreis? Não representam problema especial, escreve Darwin, se lembrarmos que, em muitos animais, há características que surgem apenas em um dos sexos (a plumagem nupcial de muitas aves, a mandíbula em gancho dos salmões machos). Por que não imaginar que características como estas pudessem associar-se ao estado de esterilidade? Elas seriam implantadas de forma indireta, a seleção efetuada nos espécimes férteis se refletindo sobre características que aparecem apenas nos indivíduos estéreis. Em uma criação de gado, características dos machos castrados, como chifres de maior tamanho, poderiam ser desenvolvidas (é possível pensar que gradualmente) a partir da reprodução seletiva de touros e vacas. A ideia da seleção indireta, por parentesco, é também uma ideia triunfante.

(...) uma planta de sabor gostoso é cozida, sendo destruído o indivíduo; mas o horticultor planta as sementes do mesmo estoque e tem boa expectativa de conseguir praticamente a mesma variedade; criadores de gado desejam que carne e gordura entrem numa boa combinação; o animal foi abatido, mas o criador aproveita com confiança a mesma família (Darwin, 1859, p. 237).

Nos insetos sociais, uma mudança pequena por ventura associada à esterilidade poderia, se benéfica ao grupo, levar os indivíduos reprodutivos a aumentarem em número e a terem maior propensão a gerar indivíduos estéreis e úteis.

Aí chega Darwin à maior dificuldade de todas: dar conta das diferenças, às vezes muito marcadas, entre as castas de operárias. Exagera, talvez, a dificuldade para ressaltar a engenhosidade de sua solução. Constata a descontinuidade entre os parâmetros que caracterizam as castas, atribuindo-a, num segundo momento, a um processo seletivo que parte de formas graduais:

(...) normalmente as castas (...) são perfeitamente bem definidas, tão distintas entre si quanto são duas espécies do mesmo gênero, ou melhor, com dois gêneros da mesma família. Assim, em *Eciton*, há

trabalhadores e soldados estéreis, com mandíbulas e instintos extraordinariamente diferentes; em *Cryptocerus*, apenas os trabalhadores de uma das castas carregam uma espécie espantosa de escudo sobre as suas cabeças, de uso desconhecido (...) (Darwin, 1859, p. 238).

Darwin supõe que, no início, poucos indivíduos estéreis teriam sido gerados e que sua frequência teria aumentado paulatinamente, com a maior e maior vigência de seus pais férteis. Estes indivíduos estéreis, com graduações em suas características, teriam sido então submetidos a uma seleção que eliminasse os indivíduos intermediários e apenas preservasse dois grupos com características extremas. Seria “como ver uma casa ser construída por um conjunto de pedreiros, muitos deles com cinco pés e seis polegadas de altura e muitos com dezesseis pés de altura (...)” (Darwin, 1859, p. 240). A preservação dos extremos se deveria à utilidade para a comunidade das formigas, de seus membros estéreis menores e maiores. Darwin não especula, contudo, a respeito do tipo de utilidade diferencial que indivíduos menores e maiores teriam na divisão de tarefas do ninho.

Carvalho (1995) classificou as operárias da saúva *Atta sexdens rubropilosa* em dez tamanhos. Depois, a partir do comportamento das formigas nas diferentes regiões da colônia. Pôde distinguir quatro castas, de acordo com as tarefas mais executadas por cada uma. A divisão não era qualitativa, as formigas exibiam as mesmas categorias (lidar com o fungo, com a ninhada, com o lixo, andar etc.) com frequência diferente. O caráter gradual das diferenças teria agradado a Darwin: diferenças graduais de morfologia acompanhadas por diferenças graduais na função comportamental, o substrato necessário para a atuação da seleção natural.

Por que a esterilidade? As formigas, escreve Darwin, efetuam a divisão do trabalho, tão importante para a sua sociedade como para a nossa, por meio de estruturas e de instintos herdados. Se não fossem estéreis, as operárias se cruzariam e haveria diluição das características benéficas.

Chegando ao final de sua habilidosa demonstração, Darwin expressa o seu espanto com a perfeição da seleção natural em gerar fenômenos tão bem agenciados. Parte de uma perfeição inexplicável (a não ser teologicamente) para chegar à perfeição explicável. É um círculo. As dúvidas de Darwin, como a dúvida cartesiana, são uma forma de chegar com mais força à certeza anunciada, sem deixar o espanto de lado.

E a natureza tem, como eu acredito, efetuado esta admirável divisão de trabalho nas comunidades das formigas por meio da seleção natural. Mas eu tenho de confessar que, apesar de toda a minha fé neste princípio, eu nunca teria antecipado a seleção natural ter tamanha eficiência, se o caso dos insetos estéreis não me tivesse convencido disso (Darwin, 1859, p. 242).

O assunto das castas teve, como os outros abordados no capítulo Instinto, desdobramentos enriquecedores, entre os quais se destaca a verificação de que a determinação das castas em certos insetos sociais está sob controle conjunto da genética e da experiência, uma perspectiva que reformula a versão de Darwin, para quem as diferenças entre classes de operárias tinham, implicitamente, a herança por base. Que a genética seja um fator relevante o mostra, entre outras, uma pesquisa sobre a formiga cortadeira *Acromyrmex*, com duas castas principais de operárias, uma grande e outra pequena (como nas formigas às quais se refere Darwin). Como as rainhas, nesta espécie, se acasalam com vários machos, as operárias são heterogêneas do ponto de vista genético, por parte paterna. Hughes *et al.* (2003) verificaram que os indivíduos provenientes de patrilineagens diferentes tinham uma probabilidade diferente de gerar adultos da casta pequena ou grande (mesmo que tivessem se desenvolvido no mesmo ambiente), uma indicação de determinação genética.

Há flexibilidade nesta determinação. O desenvolvimento das formigas não está totalmente pré-programado, pois se deixa modular pelo contexto de demandas sociais. Hughes e Boomsma (2007) removeram

a maioria das operárias grandes do ninho de formigas cortadeiras *Acromyrmex echinaior*, tirando de outras colônias, como controle, uma amostra randômica de indivíduos. A supressão seletiva das operárias grandes aumentou significativamente a tendência de as pupas se transformarem em indivíduos grandes, compensando pela lacuna criada experimentalmente. A convergência entre natureza e experiência, neste caso, como em tantos outros, favorece o abandono de uma visão dicotômica do instinto em favor da abordagem sistêmica.

Outros exemplos de plasticidade, ainda em formigas cortadeiras, provêm dos resultados de Saverschek e Roces (2011) com *Acromyrmex ambiguus*, indicando a aquisição de memória a respeito das plantas que não servem como substrato para o fungo simbiótico (e que, assim, são rejeitadas), e de Ribeiro *et al.* (2009) com *Atta sexdens rubropilosa*, mostrando que essas formigas são capazes de aprender a usar, na volta ao ninho, um caminho diferente do usado na saída, em contradição à tendência natural de ir e vir pela mesma trilha.

Pensamos de modo muito diferente a questão da origem das castas estéreis, mas o mérito de Darwin foi ter visto com muita clareza a sua natureza paradoxal e ameaçadora. Os problemas colocados ao longo do capítulo Instinto e as tentativas de solução representam estímulos programáticos que geram novos esforços teóricos e pesquisas capazes de transformar profundamente as propostas de Darwin sem abolir a sua relevância.

INSTINTOS SOCIAIS

Uma ideia importante na argumentação a respeito das castas estéreis é a de que a seleção pode atuar, não apenas diretamente a partir das características do indivíduo, como indiretamente a partir das características de outros indivíduos, pela via do parentesco. É o caso dos criadores de gado, que selecionam animais outros quando interessados na carne de um animal que não poderá, ele mesmo, se reproduzir, por motivos culinários. O exercício de calcular efeitos seletivos que se exercem dentro de uma rede de



relacionamentos de parentesco prenuncia, enquanto modo de análise, o importante conceito de aptidão abrangente, proposto por Hamilton (1964) também como maneira de dar conta da existência de castas estéreis.

Em sua abordagem, Hamilton (1964) pôs, por assim dizer, de cabeça para baixo o raciocínio de Darwin. Em vez de perguntar em que medida eram os indivíduos estéreis úteis à colônia (uma pergunta que Darwin não respondeu, apenas imaginando que haveria benefício), Hamilton preocupou-se em saber qual era a vantagem que os indivíduos estéreis teriam ao cuidar de outros sem propagar diretamente seus próprios genes. À reformulação do problema correspondeu uma nova solução: a sobrevivência e reprodução do próximo representam um ganho por levar à permanência e multiplicação dos genes comuns a ele e ao indivíduo cuidador, enquanto indivíduo.

A seleção de grupo, pressuposto de Darwin, poderia explicar atos em que o indivíduo claramente desiste de benefícios próprios – como o de se reproduzir, se for uma formiga operária – em favor de outros indivíduos do grupo. A renúncia, inconcebível no caso da relação entre espécies diferentes (pulgão e formiga), não causa dificuldades, uma vez entendida dentro da espécie e dentro do interesse coletivo. A questão do coletivo era especialmente cara a Darwin. Ele sempre se empenhou em entender as origens da sociabilidade e dos 'instintos morais' do ser humano. "A sociedade [humana] não teria mais condições de se manter sem o senso moral do que uma colmeia de abelhas privadas de seus instintos", escreveu ele em um de seus cadernos de notas (1838, citado por Lustig, 2009, p. 125). Grupos em que predominassem a coesão e a entre ajuda, sejam abelhas, sejam seres humanos, teriam mais chances em relação a outros grupos em um contexto competitivo. A coesão, no caso humano, seria mediada por sentimentos de simpatia e por um sistema de regras éticas. Darwin, que explica os instintos animais principalmente a partir da seleção natural, tende a atribuir importância maior, no caso humano, ao mecanismo de herança de hábitos úteis: de qualquer maneira, é grupal o critério que atua na evolução dos 'instintos sociais'.

A perspectiva em que Hamilton (1964) e Williams (1966) se colocam desloca o foco para critérios de sobrevivência individual: desvenda a necessária negociação entre indivíduos, a troca de benefícios que subjaz à entre ajuda, sendo o benefício medido pela passagem de alelos para as gerações futuras. Parafraseando Darwin: o instinto de cada indivíduo (cada espécie) nunca é produzido para a vantagem exclusiva de outro. A análise da moralidade, que tanto importava a Darwin, é colocada em termos de um 'egoísmo' genético básico, que reconstitui a trama das interações e dos relacionamentos, e leva à equilíbrio dos mecanismos grupais, mais complexa e cultural no caso humano.

A passagem para a análise dos benefícios genéticos individuais, em contraposição à perspectiva dos instintos 'bons para o grupo', considerada, não impossível, mas pouco provável, constitui uma das reviravoltas mais notáveis da biologia do comportamento: ela expande a análise darwiniana de forma a torná-la crítica de conclusões defendidas pelo próprio Darwin.

Contudo, o assunto está vivo e a natureza da evolução do comportamento social continua gerando controvérsias, com surpreendentes recuperações do conceito de seleção grupal, sendo ninguém menos do que Edward O. Wilson um dos proponentes do retorno ao conceito (Wilson e Wilson, 2007). Um artigo recente de Nowak *et al.* (2010) questiona devastadoramente o modelo da aptidão abrangente, tomando justamente como foco a evolução da eusocialidade, o problema que Darwin abordou e pensou ter solucionado no capítulo Instinto. Houve prontas respostas, entre as quais um texto, quase um manifesto, assinado por nada menos do que 103 pesquisadores, muitos deles ilustres (Abbot *et al.*, 2011).

UMA PROPOSTA PARADIGMÁTICA

Mais do que soluções e resultados, Darwin trouxe, no capítulo Instinto, uma proposta paradigmática. Fez o primeiríssimo exercício de transposição do conceito de evolução por seleção natural para o comportamento, dando ao comportamento a qualidade de fenômeno

biológico, e forneceu linhas ao longo das quais a pesquisa e o pensamento têm continuado a atuar. Esta contribuição, como todas as grandes contribuições científicas, está incorporada de tal maneira no modo como vemos as coisas que pode, muitas vezes, passar despercebida. Encontra-se na base da etologia, tal como a praticaram Lorenz e Tinbergen. Certamente, tem sido uma das inspirações iniciadoras da ecologia comportamental, contém a ideia promissora de usar o comportamento como caráter sistemático e cladístico (Wenzel, 2010) e tem – talvez até mais, no aspecto conceitual, do que as concepções que Darwin expôs nos seus livros sobre a expressão das emoções (Darwin, 1872) e sobre a origem do homem (Darwin, 1871) – relevância para a análise evolucionista do comportamento humano. Não se trata de aplicação a temas psicológicos de um esquema desenvolvido em outra área de conhecimento, mas, como tentei mostrar (Ades, 2009b), do uso do comportamento como material *intrínseco* para a constituição do pensamento evolucionista. Não teria solidez o projeto evolucionista se não atacasse de frente a questão dos instintos maravilhosos e é significativo que Darwin, cujos cadernos de notas revelam, desde o início, a intenção central de explicar o comportamento, tenha colocado o capítulo Instinto em posição central no seu livro, como fulcro (Lustig, 2009).

REFERÊNCIAS

- ABBOT, P.; ABE, J.; ALCOCK, J.; ALIZON, S.; ALPEDRINHA, J. A. C.; ANDERSSON, M.; ANDRE, J. B.; VAN BAALLEN, M.; BALLOUX, F.; BALSHINE, S.; BARTON, N.; BEUKEBOOM, L. W.; BIERNASKIE, J. M.; BILDE, T.; BORGIA, G.; BREED, M.; BROWN, S.; BSHARY, R.; BUCKLING, A.; BURLEY, N. T.; BURTON-CHELLEW, M. N.; CANT, M. A.; CHAPUISAT, M.; CHARNOV, E. L.; CLUTTON-BROCK, T.; COCKBURN, A.; COLE, B. J.; COLEGRAVE, N.; COSMIDES, L.; COUZIN, I. D.; COYNE, J. A.; CREEL, S.; CRESPI, B.; CURRY, R. L.; DALL, S. R. X.; DAY, T.; DICKINSON, J. L.; DUGATKIN, L. A.; EL MOUDEN, C.; EMLEN, S. T.; EVANS, J.; FERRIERE, R.; FIELD, J.; FOITZIK, S.; FOSTER, K.; FOSTER, W. A.; FOX, C. W.; GADAU, J.; GANDON, S.; GARDNER, A.; GARDNER, M. G.; GETTY, T.; GOODISMAN, M. A. D.; GRAFEN, A.; GROSBERG, R.; GROZINGER, C. M.; GOUYON, P. H.; GWYNNE, D.; HARVEY, P. H.; HATCHWELL, B. J.; HEINZE, J.; HELANTERA, H.; HELMS, K. R.; HILL, K.; JIRICNY, N.; JOHNSTONE, R. A.; KACELNIK, A.; KIERS, E. T.; KOKKO, H.; KOMDEUR, J.; KORB, J.; KRONAUER, D.; KUMMERLI, R.; LEHMANN, L.; LINKSVAYER, T. A.; LION, S.; LYON, B.; MARSHALL, J. A. R.; MCELREATH, R.; MICHALAKIS, Y.; MICHOD, R. E.; MOCK, D.; MONNIN, T.; MONTGOMERIE, R.; MOORE, A. J.; MUELLER, U. G.; NOE, R.; OKASHA, S.; PAMILO, P.; PARKER, G. A.; PEDERSEN, J. S.; PEN, I.; PFENNIG, D.; QUELLER, D. C.; RANKIN, D. J.; REECE, S. E.; REEVE, H. K.; REUTER, M.; ROBERTS, G.; ROBSON, S. K. A.; ROZE, D.; ROUSSET, F.; RUEPPELL, O.; SACHS, J. L.; SANTORELLI, L.; SCHMID-HEMPEL, P.; SCHWARZ, M. P.; SCOTT-PHILLIPS, T.; SHELLMANN-SHERMAN, J.; SHERMAN, P. W.; SHUKER, D. M.; SMITH, J.; SPAGNA, J. C.; STRASSMANN, B.; SUAREZ, A. V.; SUNDSTROM, L.; TABORSKY, M.; TAYLOR, P.; THOMPSON, G.; TOOBY, J.; TSUTSUI, N. D.; TSUJI, K.; TURILLAZZI, S.; UBEDA, F.; VARGO, E. L.; VOELKL, B.; WENSELEERS, T.; WEST, S. A.; WEST-EBERHARD, M. J.; WESTNEAT, D. F.; WIERNASZ, D. C.; WILD, G.; WRANGHAM, R.; YOUNG, A. J.; ZEH, D. W.; ZEH, J. A.; ZINK, A. Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*, v. 471, p. E1 - E4, 2011.
- ADES, César. Em um futuro não tão distante: Darwin e a ciência do comportamento. In: LANDIM, Maria Isabel; MOREIRA, Cristiano R. (Orgs.). **Charles Darwin: em um futuro não tão distante**. São Paulo: Instituto Sangari, 2009a. p. 107-126.
- ADES, César. Um olhar evolucionista para a psicologia. In: OTTA, Emma; YAMAMOTO, Maria Emília (Orgs.). **Psicologia Evolucionista**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2009b. p. 13-20.
- ADES, César. De seda e quelíceras: introdução ao estudo do comportamento das aranhas. In: DEL-CLARO, Kleber; PREZOTO, Fábio; SABINO, José (Orgs.). **As distintas faces do comportamento animal**. 2. ed. revista e ampliada. Campo Grande: Editora UNIDERP, 2007. p. 81-114.
- BRIGANDT, Ingo. The instinct concept of the early Konrad Lorenz. *Journal of the History of Biology*, v. 38, n. 3, p. 571-608, 2005.
- BROUGHAM, Henry. **Dissertations on subjects of science connected with natural theology**. London: C. Knight & Co., 1839.
- BURGHARDT, Gordon M. Darwin's legacy to comparative psychology and ethology. *American Psychologist*, v. 64, n. 2, p. 102-110, 2009.
- CAMAZINE, Scott; DENEUBOURG, Jean-Louis; FRANKS, Nigel R.; SNEYD, James; THERAULAZ, Guy; BONABEAU, E. **Self-organization in biological systems**. Princeton Studies in Complexity. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- CAMPOBELLO, Daniela; SEALY, Spencer G. Use of social over personal information enhances nest defense against avian brood parasitism. *Behavioral Ecology*, v. 22, n. 2, p. 422-428, 2011.
- CARVALHO, Ana Maria A. Organização do trabalho em colônias de saúvas: relações com locais e objetos das atividades. **Psicologia USP**, v. 6, n. 1, p. 95-121, 1995.



- DARWIN, Charles. **A expressão das emoções no homem e nos animais**. São Paulo: Companhia das Letras, 2000.
- DARWIN, Charles. **The expression of the emotions in man and animals**. London: John Murray, 1872. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1872_Expression_F1142.pdf>. Acesso em: 26 ago. 2011.
- DARWIN, Charles. **The descent of man, and selection in relation to sex**. London: John Murray, 1871. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1871_Descent_F939.1.pdf>. Acesso em: 3 set. 2011.
- DARWIN, Charles. **The Origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1859_Origin_F373.pdf>. Acesso em: 27 ago. 2011.
- DARWIN, Charles. **Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of HNS Beagle round the world, under the command of Captain Fitz Roy**. 2. ed. corrected, with additions. London: John Murray, 1845. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1845_Beagle_F14.pdf>. Acesso em: 26 ago. 2011.
- DARWIN, Charles. **Darwin to Gardeners' Chronicle**. Letter 607. Darwin Correspondence Project. 1841. Disponível em: <<http://www.darwinproject.ac.uk/entry-607>>. Acesso em: 14 ago. 2011.
- DARWIN, Francis. **The life and letters of Charles Darwin including an autobiographical chapter**. London: John Murray, 1887a. v. 1. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1887_Letters_F1452.1.pdf>. Acesso em: 26 ago. 2011.
- DARWIN, Francis. **The life and letters of Charles Darwin including an autobiographical chapter**. London: John Murray, 1887b. v. 3. Disponível em: <http://darwin-online.org.uk/pdf/1887_Letters_F1452.3.pdf>. Acesso em: 26 ago. 2011.
- DEL-CLARO, Kleber; OLIVEIRA, Paulo S. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. **Animal Behaviour**, v. 51, n. 5, p. 1071-1075, 1996.
- DEMOLIN, Didier; ADES, C.; MENDES, Francisco D. C. Prosodic features in northern muriquis vocalizations. In: INTERNATIONAL CONFERENCE EVOLANG8: THE EVOLUTION OF LANGUAGE, 8., 2010, New Jersey. **Proceedings...** New Jersey: World Scientific Publishing, 2010.
- DUARTE, Ana; WEISSING, Franz J.; PEN, Ido; KELLER, Laurent. An evolutionary perspective on self-organized division of labor in social insects. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 91-110, 2011.
- EKMAN, Paul. **Darwin and facial expression: a century of research in review**. New York: Academic Press, 1973.
- FABRE, Jean-Henri Fabre. **Souvenirs Entomologiques**. Paris: Robert Laffont, 1989.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, n. 1, p. 1-52, 1964.
- HERBERSTEIN, Marie Elisabeth (Org.). **Spider behaviour: flexibility and versatility**. Cambridge: Cambridge University Press, 2011.
- HUGHES, William O. H.; BOOMSMA, Jacobus J. Genetic polymorphism in leaf-cutting ants is phenotypically plastic. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 274, n. 1618, p. 1625-1630, 2007.
- HUGHES, William O. H.; SUMNER, Seirian; VAN BORM, Steven; BOOMSMA, Jacobus J. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 100, n. 16, p. 9394-9397, 2003.
- LUSTIG, A. J. Darwin's difficulties. In: RUSE, Michael; RICHARDS, Robert J. (Orgs.). **The Cambridge Companion to the Origin of Species**. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 109-128.
- LYON, Bruce E.; EADIE, John McA. Conspecific brood parasitism in birds: a life-history perspective. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 342-363, 2008.
- NOWAK, Martin A.; TARNITA, Corina E.; WILSON, Edward O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, p. 1057-1062, 2010.
- OLIVER, Thomas H.; MASHANOVA, Alla; LEATHER, Simon R.; COOK, James M.; JANSEN, Vincent A. A. Ant semiochemicals limit apterous aphid dispersal. **Proceeding of the Royal Society B**, v. 274, n. 1629, p. 3127-3131, 2007.
- PALEY, William. **Natural theology; or, evidences of the existence and attributes of the Deity**. Collected from the appearances of Nature. London: R. Faulder, 1802.
- PÉREZ, Aristóbulo; GUTIÉRREZ, Germán; SEGURA, Alejandro. Observaciones conductuales en el viaje de Darwin abordo del Beagle. **Revista Latinoamericana de Psicología**, v. 39, n. 3, p. 503-521, 2007.
- RIBEIRO, Pedro Leite; HELENE, André Frazão; XAVIER, Gilberto; NAVAS, Carlos; RIBEIRO, Fernando Leite. Ants can learn to forage on one-way trails. **PLoS ONE**, v. 4, n. 4, p. e5024, 2009.
- SAVERSCHEK, Nicole; ROCES, Flavio. Foraging leafcutter ants: olfactory memory underlies delayed avoidance of plants unsuitable for the symbiotic fungus. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 3, p. 453-458, 2011.
- TEN CATE, Carel; BRUINS, Wouter S.; OUDEN, Jeroen; EGBERTS, Toke; NEEVEL Han; SPIERINGS, Michelle; BURG, Karin; BROKERHOF, Agnes W. Tinbergen revisited: a replication and extension of experiments on the beak colour preferences of herring gull chicks. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 4, p. 795-802, 2009.

- THIERRY, Bernard. Darwin as a student of behavior. **Comptes Rendus Biologies**, v. 333, n. 2, p. 188-196, 2010.
- TINBERGEN, Nikolaas. On the aims and methods of ethology. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 20, n. 4, p. 410-433, 1963.
- TINBERGEN, Nikolaas. **The study of instinct**. Oxford: Clarendon Press, 1951.
- WATERS, C. Kenneth. The arguments in the Origin of Species. In: HODGE, Jonathan; RADICK, G. (Orgs.). **The Cambridge Companion to Darwin**. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 116-139.
- WAY, Michael J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 8, n. 4, p. 307-343, 1963.
- WENZEL, John W. Les caractères comportementaux sont de très bons indicateurs de phylogénie. **Biosystema**, v. 27, n. 1, p. 3-18, 2010.
- WILLIAMS, George C. **Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought**. Princeton: Princeton University Press, 1966.
- WILSON, David Sloan; WILSON, Edward O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. **Quarterly Review of Biology**, v. 82, n. 4, p. 327-348, 2007.
- WINFREE, Rachael. Cuckoos, cowbirds and the persistance of parasitism. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, n. 9, p. 338-343, 1999.
- ZUBERBÜHLER, Klaus; ARNOLD, Kate; SLOCOMBE, Katie. Living links to human language. In: VILAIN, Anne; SCHWARTZ, Jean-Luc; ABRY, C.; VAUCLAIR, Jacques (Orgs.). **Primate communication and human language: vocalization, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans**. Amsterdam: John Benjamin Publishing Co., 2011. p. 13-38.

