

AUGUST WEISMANN E EVOLUÇÃO: OS DIFERENTES NÍVEIS DE SELEÇÃO

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins*

Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, PUC-SP

RESUMO – No início do século XX, Weismann propôs uma teoria de evolução. Esta estava intimamente relacionada à sua teoria da estrutura do plasma germinativo (bióforos, determinantes e ids). A teoria de evolução de Weismann teve uma baixa aceitação na época em que foi proposta. Além disso, tem sido pouco explorada e discutida pelos historiadores da ciência. O objetivo deste artigo é discutir a teoria de evolução de Weismann. Não serão descritos apenas os aspectos em que ele seguia fielmente as idéias de Darwin, mas serão enfatizadas as contribuições do próprio Weismann: os diferentes níveis de seleção. Ele aceitava, além da seleção natural e sexual, três níveis de seleção: germinal, histonal e vegetativa.

| 53 |

ABSTRACT – Weismann advanced an evolution theory in the early 20th century. It was closely related to his theory of the germ-plasm structure (biophors, determinants and ids). Weismann's evolution theory had a minor acceptance in his own time. Moreover, it has been barely explored and discussed by historians of science. The aim of this paper is to discuss Weismann's evolution theory, considering not only the aspects which he followed Darwin's ideas closely, but also emphasizing Weismann's own contributions: the different selection levels. Besides natural and sexual selection, Weismann also accepted three other levels of selection: germinal, histonal, personal and cormal.

INTRODUÇÃO

August Friedrich Leopold Weismann (1834-1914)¹ é normalmente reconhecido por duas importantes contribuições com relação à teoria da hereditariedade. A primeira foi sua bem sucedida crítica do princípio da herança dos caracteres adquiridos em 1882². A segunda diz respeito à distinção entre o “germeplasma” ou “plasma germinativo” (material responsável pela hereditariedade, contido nas células reprodutivas) e o “somatoplasma” ou “plasma somático” (células do restante do corpo). Weismann admitia que apenas o plasma germinativo era transmitido de uma geração a outra³. Embora a teoria da hereditariedade desse pesquisador tenha sido bastante estudada, sua teoria da evolução tem sido negligenciada pelos historiadores da ciência⁴. Possivelmente isso tenha ocorrido porque os seus aspectos mais interessantes e novos não foram aceitos pela comunidade científica, tendo sido gradualmente esquecidos.

Quando surgiu a primeira edição do *Origin of species*, Weismann tinha vinte e cinco anos. Ele o leu pela primeira vez em 1861, ficando bastante impressionado, chegando a se corresponder com Darwin. Durante sua graduação (em Medicina) proliferava a *Naturphilosophie*, embora ele tenha sido aluno e sofrido a influência de Henle, que era bastante crítico com relação ao caráter especulativo deste movimento. Durante sua vida profissional praticou a medicina; realizou pesquisas sobre a fonte do ácido hipúrico em herbívoros; a análise química do sal contido no Mar Báltico; estudou a estrutura das fibras musculares

cardíacas, dedicando-se à zoologia a partir de 1863, tornando-se professor de Zoologia e Anatomia comparada em Freiburg im Breisgau e escrevendo seis memórias sobre os insetos. Estudou a embriologia de crustáceos, e investigou a origem das células sexuais de Hydrozoa, a partir das quais propôs a continuidade do plasma germinativo. Seus trabalhos até então havia sido muito bem recebidos pela comunidade científica, conferindo-lhe prêmios e medalhas. Foi só quando os problemas com a visão pioraram definitivamente (em 1884) que ele adotou um enfoque teórico em suas pesquisas sobre evolução⁵. Sua obra sobre teoria da evolução (*Vorträge über Descendenztheorie*), embora publicada em 1902 e depois em 1904, se baseou em conferências proferidas a partir do ano de 1867 e intensificadas depois, a partir da década de 1880.

Nessa época havia diferentes correntes dentro do evolucionismo, como será esclarecido na próxima seção. Weismann (como também Wallace) adotou a posição de enfatizar a seleção natural como sendo o núcleo mais importante da teoria de Darwin. Ele recusou a herança dos caracteres adquiridos – embora o próprio Darwin aceitasse esse processo. Por isso, Weismann é considerado como sendo talvez o mais radical dos representantes do chamado neodarwinismo⁶. Foi, em sua própria época, acusado de ter contribuído para a rejeição às idéias neodarwinistas⁷ devido à sua defesa dogmática da seleção natural como um poder onipotente (*Allmacht der Naturzüchtung*). Foram também criticadas suas idéias especulativas, relacionando a concepção de evolução à sua teoria da estrutura do plasma germinativo (bióforos, determinantes e *ids*). Weismann é, sem dúvida, uma figura controversa. Vernon Kellogg comentou: “[...] Weismann, ao negar a validade de qualquer outro fator evolucionário que não fosse a seleção natural das variações congênitas, e através do desenvolvimento ilógico a um extremo insustentável de sua teoria da independência e continuidade do plasma germinativo, precipitou a revolta e forneceu ao inimigo as muitas armas necessárias para subjugar o darwinismo [...]”⁸

O objetivo deste artigo é discutir determinados aspectos da teoria de evolução de Weismann. Embora sejam levados em conta certos pontos em que ele seguia fielmente Darwin, serão enfatizados outros que foram introduzidos por Weismann, particularmente, os diferentes níveis da seleção, na fase madura de sua obra⁹, considerando o contexto de sua própria época.

A TEORIA DA EVOLUÇÃO NO FINAL DO SÉCULO XIX

Conforme é bem sabido, em 1859 foi publicado o *Origin of species* de Charles Darwin. Para Peter Bowler, os últimos anos da década de 1860, bem como a década de 1870, representaram o ponto mais alto da influência darwinista dentro da comunidade científica britânica, tendo Thomas Huxley como seu maior defensor. Os antidarwinistas como St. George Jackson Mivart¹⁰, por exemplo, eram marginalizados¹¹. No período que sucedeu a publicação do *Origin of species*, muitos evolucionistas em todo o mundo aceitavam um ou mais dentre os seguintes pressupostos:

- *Ortogênese* (evolução direcional): Havia duas teorias principais de ortogênese. A primeira considerava a existência de uma força *filética* (intrínseca aos organismos) que guiava a evolução (Karl Nägeli). Na segunda, defendida por T. Eimer, por exemplo, a ortogênese era produzida e controlada diretamente por fatores externos como clima, alimentos disponíveis e o meio. Eram bastante aceitas na Alemanha nas décadas de 1860 e 1870, por Nägeli, Eimer, K. E. von Baer, A. von Kölliker e outros;
- *Herança de caracteres adquiridos*: Esta idéia, encontrada já desde a Antiguidade, admitida por Lamarck e Darwin, era aceita, por exemplo, por E. D. Cope, Alpheus Packard e, no final da década de 1870, por Samuel Butler¹².
- *Evolução saltacional*: Considerava que as espécies poderiam surgir de repente e não através do acúmulo lento gradual de pequenas modificações, como supunha Darwin. Era aceita por exemplo, por Thomas Huxley e A. von Kölliker.

Pode-se dizer que nas décadas de 1870 e 1880 o evolucionismo floresceu a partir do trabalho feito na tradição morfológica, embora houvesse muitas divergências quanto ao mecanismo que produzia as



mudanças. Thomas Huxley, por exemplo, era um morfologista que viu no Darwinismo um possível veículo para promover a busca de relações reais (isto é, filogenéticas) entre os organismos, em oposição a relações idealizadas¹³. No início da década de 1880, Francis Maitland Balfour, em Cambridge, também aceitava os princípios darwinianos e a seleção natural. Além disso, aceitava a teoria da recapitulação. Sua proposta era que seus estudantes reconstruíssem a filogenia partindo de estudos embriológicos. William Bateson, Adam Sedgwick e Raphael Weldon foram alguns de seus alunos¹⁴.

Na década de 1890 houve uma revolta contra a morfologia e as opiniões se dividiam no Reino Unido. Havia estudiosos como Edwin Ray Lankester¹⁵, Thiselton Dyer, Karl Pearson, Weldon e M. C. Piepers, que aceitavam a evolução gradual. Todos eles, com exceção de Piepers, aceitavam o princípio da seleção natural de Darwin e Wallace. Entretanto, havia muitas divergências quanto ao modo de aplicação deste princípio. Por outro lado, Francis Galton, William Bateson e o Duke de Argyll admitiam a evolução saltacional. O Duke de Argyll admitia também a existência de uma força interna que direcionava a evolução (ortogênese).

Por volta de 1900 aconteceu o que Julian Huxley chamou de “eclipse do darwinismo”. Nesta época a teoria da seleção natural perdeu sua popularidade, a ponto de seus oponentes acharem que esta situação era irreversível¹⁶.

Na época em que foi divulgada a teoria de evolução de Weismann (1902-1904) já existiam outros programas de pesquisa em andamento na Inglaterra. Um deles era o biometricista, desenvolvido a partir da metade da década de 1890. Essa corrente considerava que o processo evolutivo era gradual e lento, produzido principalmente por variações contínuas (o que não conflitava com as idéias de Weismann). No entanto, ao contrário das pesquisas anteriores, procurava explicá-lo através de análises matemáticas (estatísticas). Para o biometricista Weldon, por exemplo, a teoria da seleção natural não envolvia a origem das variações¹⁷. Este seria um ponto de conflito com a teoria de Weismann.

O outro programa em ascensão era o mendeliano, desenvolvido a partir de 1900. Os mendelianos, que se baseavam no estudo experimental de cruzamentos, defendiam a descontinuidade das variações (evolução saltacional). Conforme Bowler, embora Weismann houvesse relacionado os elementos de seu plasma germinativo ao núcleo e aos cromossomos, o comportamento que ele atribuiu a esses elementos era incompatível com os princípios mendelianos¹⁸.

“A TEORIA DA EVOLUÇÃO”

A obra de Weismann *Vortäge über Descendenztheorie* se baseou em uma série de conferências apresentadas ao longo de décadas. Suas idéias sofreram modificações conforme o estado de conhecimento da época, por isso o livro constitui um reflexo da própria evolução intelectual do autor¹⁹. O autor considerava os fenômenos da vida individual, especialmente da reprodução e hereditariedade, como estando intimamente associados com a evolução da vida na terra. Supunha que os estudos sobre reprodução e hereditariedade poderiam vir a trazer esclarecimentos sobre a teoria da descendência²⁰. Deste modo, pode-se encontrar discussões sobre todos esses fenômenos no decorrer dos dois volumes desta obra.

Em sua fase madura ele não aceitava alguns pressupostos admitidos por Darwin (como a herança de caracteres adquiridos ou o uso-e-desuso). Weismann era um seguidor irrestrito do princípio da seleção natural, considerando-o o principal agente das mudanças que ocorriam no processo evolutivo. Tentou generalizar o conceito de seleção de Darwin e Wallace de modo a incluir outros processos: “Esta extensão do princípio da seleção a todos os graus das unidades vitais é um aspecto característico de minhas teorias; é esta a idéia a que as conferências conduzem, e isso é, em minha opinião, o que dá importância ao livro. Esta idéia vai permanecer por muito tempo mesmo se tudo mais no livro se mostrar transitório.”²¹

Weismann chegou mesmo a escrever que era difícil deixar de admitir que: “*toda a parte essencial de uma espécie não é meramente regulada pela seleção, mas produzida originalmente por ela*”²² ou “Nós entendemos como possa existir uma variação em uma direção definida, e no entanto não é isso que cria espécies,

gêneros, ordens e classes; é a seleção e a combinação das tendências variacionais pelas condições de vida, que ocorre passo a passo [...]”²³.

Este posicionamento radical por parte de Weismann provocou várias críticas dentro da comunidade científica. Dentre estas, destacou-se a do inglês William Bateson que, nesta época, embora não negasse o papel da seleção natural no processo evolutivo, admitia suas limitações. Nem tudo poderia ser explicado através deste princípio: “A Seleção é um fenômeno verdadeiro; mas sua função é *selecionar*, não criar [...]”²⁴. Nem mesmo Charles Darwin tinha assumido um posicionamento tão radical quanto ao papel da seleção natural no processo evolutivo. Na sexta edição do *Origin of species* ele repetiu algo que já vinha afirmando desde 1859: “Estou convencido de que a seleção natural é o meio principal, mas não exclusivo, de modificação”²⁵.

A SELEÇÃO NATURAL E O SURGIMENTO DE NOVAS ESPÉCIES

De maneira análoga a Darwin, Weismann admitia que o surgimento das espécies ocorria através de um processo lento e gradual de transformação²⁶. As principais responsáveis por este processo seriam as variações²⁷ contínuas. Assim, não é pelo cruzamento de diferentes raças, mas pelo acúmulo paciente de variações insignificantes através de muitas gerações que as transformações desejadas são obtidas. Podemos quase comparar a varinha mágica através da qual o criador experimentado produz suas diferentes raças, com o escultor que modela e remodela sua argila conforme sua fantasia²⁸.

Na época (início do século XX), vários autores estavam abandonando a idéia de variações contínuas e insignificantes, aceita por Darwin, e defendendo mudanças bruscas, descontínuas. Um exemplo era a teoria da mutação²⁹ de Hugo de Vries. Weismann colocava em dúvida essa teoria. Para ele, os períodos de mutação admitidos por De Vries eram causados pela influência do meio que afetava a nutrição no plasma germinativo produzindo a variabilidade. Ele concluiu: “No presente é melhor considerar clara a validade da conclusão geral de que toda adaptação “complexa”, e especialmente toda a adaptação “harmoniosa”, deve depender não da “mutação”, mas da “variação” guiada pela seleção”³⁰.

Resumindo brevemente: a seleção natural depende essencialmente do aumento cumulativo das menores variações úteis na direção de sua utilidade; apenas o que é útil é desenvolvido e aumentado, e grandes efeitos são causados gradualmente pelo acúmulo lento de muitos passos diminutos. A seleção natural é a auto-regulação das espécies que assegura sua preservação; seu resultado é a adaptação incessante das espécies às condições de vida. Tão logo elas variem a seleção natural muda seu modo de ação, porque o que era melhor não é mais; partes que antes eram maiores talvez sejam agora menores, ou *vice-versa*; grupos de músculos que eram fracos agora devem se tornar mais fortes, e assim por diante. As condições de vida são, por assim dizer, o molde no qual a seleção natural está continuamente fundindo novamente as espécies³¹.

Como se vê aqui, a seleção natural considerada por nosso autor ocorreria sempre na direção da utilidade. Como Darwin, Weismann considerava a adaptação como um efeito da seleção natural. Para ele, a seleção natural e a adaptação explicavam a origem de estruturas úteis e bem adaptadas, através de forças mecânicas, sem a necessidade de uma *força direcionadora*³².

Este aspecto foi criticado por Bateson. Ao defender suas idéias na tentativa de evitar certas suposições, muitas vezes o selecionista introduz outras bem mais sérias e perigosas. Mas como poderia ter começado o surgimento de organismos capazes de viver? “A Seleção Natural deve criar adaptações; mas pode um ser não adaptado viver? O Professor Weismann não sente esta dificuldade. Ele diz explicitamente que, já que as criaturas mais simples que vivem atualmente mostram sinais de ordem em sua estrutura, elas devem portanto ser o produto de eons de seleção [...]”³³. Mais adiante Weismann explicou: “Aquilo que chamamos de acaso também faz parte da evolução dos organismos, e a suposição de um Poder de Desenvolvimento,

predestinando mesmo em detalhes, é contradito pelo fato de que as espécies são transformadas de acordo com as chances oferecidas por suas condições de vida³⁴.

De acordo com Weismann, na natureza haveria seleção natural porque em cada geração grande parte dos indivíduos sucumbiria na luta pela existência. A maior parte dos sobreviventes atingiria a maturidade reprodutiva e transmitiria suas características aos descendentes, que seriam os melhor adaptados às condições de vida, ou seja, possuiriam as variações mais vantajosas para superar os perigos da vida. E concluiu: “Uma vez que os indivíduos sempre variam em um determinado grau, uma vez que suas variações podem ser herdadas pela progênie, e uma vez que a eliminação continuamente repetida da maioria dos descendentes é um fato, a inferência dessas premissas deve ser correta; deve haver uma “seleção natural” na direção de uma adaptação crescente e eficácia das formas de vida”³⁵.

Ao discutir o processo evolutivo nosso autor detectou alguns problemas. A seleção natural não podia ser observada diretamente na natureza; era difícil estimar a importância biológica da variação ou mesmo provar a sobrevivência do mais adaptado. Propôs então esclarecê-los através de exemplos imaginários:

Nós não podemos, entretanto, observar diretamente este processo de seleção natural; ele ocorre muito lentamente, e nossos poderes de observação não são suficientemente completos nem bons. Como podemos fazer a investigação de milhões de indivíduos que constituem a força numérica da espécie em uma determinada área, para encontrar quais possuem alguma característica variável em uma determinada porcentagem, e como esta porcentagem aumenta no decorrer de décadas ou séculos? E existe, além disso, a dificuldade em estimar a importância biológica de qualquer variação que possa ocorrer [...] A sobrevivência do mais adaptado não pode ser provada na natureza, simplesmente porque não estamos em condição de decidir, *a priori*, qual é o mais adaptado. Por esta razão eu sou forçado a tentar esclarecer o processo de seleção natural através de exemplos imaginários, em vez de exemplos observáveis³⁶.

Além da utilização de exemplos imaginários, este naturalista considerava ainda um outro tipo de prova com relação à hipótese da seleção. Esta consistiria em deduzir logicamente uma conclusão correta das premissas: “Se uma hipótese pode ser utilizada para explicar um grande número de fatos que não são compreensíveis de outra forma, ela ganha um alto grau de probabilidade e esta aumenta, quando não há nenhum fato que a contradiga³⁷”. Um dos exemplos que foram utilizados por Weismann é a variação na coloração dos animais, interpretada em termos da seleção natural. Esta teria surgido através da seleção natural nas espécies em que isso fosse vantajoso como por exemplo, para escapar de outros animais. Citou vários exemplos, em ovos, larvas ou fase adulta em pássaros, insetos, pequenos mamíferos, etc. em que ocorrem variações na coloração. Entretanto não explicou de que modo isso ocorreu³⁸.

Este tipo de atitude por parte de Weismann (utilização de exemplos imaginários e indução) deve ter produzido dentro da comunidade científica reações negativas como a de Bateson, por exemplo, no sentido de considerar a teoria como especulativa. Para Weismann não havia dúvidas de que as adaptações das flores e os insetos que as visitavam se deviam à ação da seleção natural. Ele explicou: Não pode haver dúvidas de que agora – graças aos numerosos e altamente detalhados estudos de um pequeno número de trabalhadores – nós devemos não apenas supor, mas podemos prová-lo com toda a certeza que se possa desejar. As adaptações mútuas dos insetos e flores oferecem um dos mais claros exemplos do poder da seleção natural, e o caso não pode ser, portanto, omitido nas conferências sobre a teoria da descendência³⁹.

Weismann considerava como Darwin que, em geral, a autofertilização era desvantajosa para as plantas, pois levava à produção de menos sementes e descendentes mais fracos do que nos casos em que ocorria a fertilização cruzada. Fez referência aos experimentos de Sprengel, que mostravam que em muitas espécies a autofertilização levava à infertilidade. Mencionou então a adaptação de muitas fanerógamas à visita dos insetos⁴⁰. Depois de oferecer inúmeros exemplos de flores adaptadas à visita de diferentes insetos, explicou que as variações das flores ocorriam no sentido de permitir a visita apenas de visitantes úteis:

Então podemos dizer que as flores, variando em uma direção ou outra, selecionaram um círculo definido de visitantes e, no sentido oposto, grupos particulares de insetos selecionaram determinadas flores, pois aquelas transformações de flores foram sempre mais vantajosas assegurando-lhes a visita exclusiva de seus melhores agentes polinizadores, e as transformações foram tais que permitiram por um lado manter longe os visitantes indesejados e pelo outro, atrair os mais adequados⁴¹.

O próprio Weismann apontou um problema, sob o ponto de vista botânico, em relação à suposição de que as flores e seus insetos visitantes deveriam estar adaptados uns aos outros através dos processos de seleção: cada variação que ocorresse na flor pressuporia uma variação correspondente no inseto. Esta objeção havia sido feita por Nägeli, que considerava que a seleção não poderia, por exemplo aumentar ao mesmo tempo a corola gamopétala⁴² da flor e a probóscide do inseto. Se uma das duas coisas ocorresse antes da outra, isso impediria a fertilização. Weismann procurou responder à objeção de Nägeli, explicando que uma espécie, seja de plantas ou borboletas, é heterogênea, consistindo em centenas ou milhões de indivíduos, estando sujeita então à luta pela existência e a eliminação dos menos adaptados. Haveria então nessa espécie algumas plantas com flores dotadas de corola gamopétala longa e outras flores com corola gamopétala curta. De forma análoga, algumas das borboletas teriam probóscide longa e outras teriam probóscide mais curta. Se as flores com corola gamopétala mais longa sofressem fertilização cruzada, elas produziriam mais sementes, transmitindo suas características a um maior número de descendentes; então as borboletas de probóscide longa teriam uma vantagem, porque o néctar das corolas longas estaria reservado para elas, conseqüentemente estariam mais bem alimentadas do que suas companheiras de probóscide curta. Isso levaria ao aumento dos indivíduos com corola gamopétala longa⁴³. Ele concluiu: “O aumento das características dependeu, e só poderia ter dependido, do direcionamento das variações para a utilidade. Mas isto é exatamente o que chamamos, conforme Darwin e Wallace, de Seleção Natural⁴⁴”.

| 59 |

SELEÇÃO SEXUAL

De maneira similar a Darwin (e contrariamente a Wallace), Weismann admitia a seleção sexual⁴⁵. Esta explicaria a plumagem de faisões, papagaios, os belos padrões de cores de borboletas, etc., encontrados nos machos e que nada teriam a ver com a luta pela sobrevivência. Este autor explicou: “[...] Estou inclinado a acreditar que a excitação da fêmea é essencialmente afetada apenas *por uma* das características do macho, que na ave do paraíso é principalmente o brilho de sua plumagem [...] enquanto no rouxinol é principalmente o canto⁴⁶”. Na fase madura de sua obra, ele considerava a seleção sexual como o mais poderoso fator de transformação, que se aplicava aos animais mais evoluídos, mas não às plantas ou animais inferiores⁴⁷:

Mas o significado da seleção sexual repousa, como vimos, não apenas em que um sexo de uma espécie, usualmente o macho, seja modificado, mas na possibilidade de transferência desta modificação às fêmeas, e além disso, no fato de que o processo de variação pode começar de novo a qualquer hora [...]. Deste modo, podemos explicar certas formas e colorações complexas e freqüentemente fantásticas que de outra forma não poderiam ser entendidas; assim o número extraordinário de espécies muito próximas em alguns grupos de animais ou pássaros, cujas diferenças estão ligadas principalmente aos padrões de cores⁴⁸.

Até este ponto, podemos dizer que as idéias de Weismann eram bastante semelhantes às de Darwin. No entanto, não aceitando a existência de herança de caracteres adquiridos, ele precisou utilizar outras concepções sobre hereditariedade na sua teoria de evolução, que serão descritas mais adiante.

Tanto a seleção natural quanto a seleção sexual atuam a nível *individual*: os indivíduos mais aptos possuem maior chance de sobreviver e de deixar descendentes. Por isso, ele chamou esse nível de

“seleção pessoal⁴⁹”. No entanto, existiriam outros níveis de competição, em que também ocorreriam processos semelhantes: “Mas não se deve supor que essa orientação seja devida apenas ao tipo de seleção que, com Darwin e Wallace, chamamos de ‘seleção natural’; pelo contrário, devemos considerar este como apenas um dos diferentes modos dos processos de seleção, que ocorrem necessariamente entre todas as unidades vivas que são equivalentes umas às outras, e que, portanto, devem manter uma luta contínua entre si por espaço e por alimento⁵⁰”.

Os outros níveis de seleção introduzidos por Weismann, e que serão descritos a seguir, afetariam as unidades vivas menores que o indivíduo (das unidades transmissoras das características hereditárias a tecidos e órgãos) ou maiores do que o indivíduo (colônias ou grupos).

SELEÇÃO HISTONAL

Tanto Lamarck quanto Darwin – e quase todos os naturalistas do século XIX – acreditavam na existência do aumento das dimensões de órgãos pelo uso, diminuição pelo desuso, e transmissão de modificações adquiridas aos descendentes. Weismann negava essa última possibilidade, mas aceitava que o uso e o desuso poderiam afetar cada indivíduo, sem que essa mudança fosse transmitida aos descendentes. Para descrever esse tipo de fenômeno, introduziu a “intra-seleção”, ou “seleção histonal”, isto é, a seleção entre tecidos⁵¹.

Os vários tecidos e órgãos são constituídos por células, e as células, como os indivíduos, estão sujeitas à nutrição, crescimento e replicação. Assim como indivíduos que partilham do mesmo *habitat* podem competir por alimentos e por espaço, os tecidos próximos uns dos outros estariam em um processo de competição mútua. Essa hipótese já havia sido proposta antes por Wilhelm Roux, com o nome de “luta das partes” (*Kampf der Theile*), como um processo capaz de explicar a adaptação de órgãos a mudanças de condições de vida⁵²: “As células que assimilam mais rapidamente por causa de seu estímulo funcional mais freqüente aumentam mais rapidamente, retiram nutrientes das células que se multiplicam mais lentamente em torno delas, e assim as empurram em um maior ou menor grau⁵³”.

Através de tal processo, ocorreria não apenas o aumento de órgãos mais fortemente exercitados por mudanças de hábitos de vida, mas também outros fenômenos correlatos: se um rim for retirado de uma pessoa, o outro começa a crescer, até atingir aproximadamente o dobro do tamanho inicial⁵⁴. No caso de seres pluricelulares, em que o plasma germinativo está isolado do plasma somático, essas modificações ocorreriam apenas a nível somático, não sendo transmitidas aos descendentes. Ou seja: haveria uso-desuso, mas sem herança de caracteres adquiridos. Para uma teoria de evolução, portanto, a seleção histonal não teria grande importância. Por outro lado, haveria ainda outros níveis de seleção – especialmente a seleção germinal – muito mais relevantes. Para compreender esses novos aspectos da teoria de evolução de Weismann, é necessário apresentar, antes, sua teoria sobre hereditariedade.

O MECANISMO DA HEREDITARIEDADE, SEGUNDO WEISMANN

As concepções de Weismann sobre hereditariedade foram se alterando com o passar dos anos. Desenvolvidas a partir de 1883, em uma série de trabalhos curtos, suas idéias foram depois reunidas sob a forma de livros⁵⁵. Em 1885, guiado por certos argumentos teóricos e fundamentando-se nos estudos citológicos de Van Beneden, Oscar Hertwig, Strasburger, Fol e outros, Weismann concluiu que as características hereditárias eram transmitidas através do núcleo das células germinativas. Posteriormente (a partir de 1892) ele desenvolveu uma teoria detalhada a respeito do mecanismo microscópico responsável pela transmissão das características hereditárias⁵⁶.

A estrutura do plasma germinativo, de acordo com Weismann, é bastante complexa, e estruturada

em vários níveis⁵⁷. O nível mais básico seria o dos “bióforos” (literalmente, “portadores da vida”), que seriam os menores conjuntos de moléculas capazes de assimilar novas moléculas, crescer e se replicar⁵⁸. Todos os tecidos vivos seriam compostos por bióforos, já que todos os elementos celulares são capazes de crescimento e replicação: “Chamarei essas unidades de ‘portadoras da vitalidade’ (*Lebensträger*) ou ‘bióforos’, pois são as menores unidades que exibem as forças vitais primárias, ou seja, *assimilação e metabolismo, crescimento, e multiplicação por fissão*”⁵⁹. Esses bióforos são os portadores das qualidades ou características das células⁶⁰.

Toda matéria viva é constituída por bióforos, mas há diferentes tipos deles e, portanto, diferentes tipos de células. Os diversos tipos de bióforos conteriam diferentes números, arranjos e tipos de certas moléculas orgânicas básicas⁶¹. Um bióforo poderia conter milhares de moléculas. O conceito de bióforo de Weismann era semelhante ao de “pangenes” de DeVries, porém com algumas diferenças: enquanto DeVries admitia a existência de um pequeno número de pangenes básicos, ele admitia a existência de uma variedade praticamente ilimitada de bióforos. Weismann supunha que os bióforos não possuíam independência. Cada órgão e cada tecido manifestaria um conjunto de propriedades harmoniosas e não uma combinação ao acaso de características. Nesse sentido, os grupos de bióforos que determinam o conjunto de características de cada órgão ou tecido deveriam ser inseparáveis. Esse grupo indissolúvel é chamado de “determinante”, assim denominado por conter todos os fatores que determinam a célula ou tecido em questão: “Eu chamo portanto essas últimas de *determinantes (Bestimmungsstücke)*, e as partes do organismo completo que elas determinam, de *determinadas*, ou partes hereditárias”⁶².

Assim como os bióforos, os determinantes podiam se nutrir, crescer e dividir-se em partes iguais. Células idênticas entre si (como os glóbulos vermelhos do sangue) possuiriam todas elas determinantes idênticos. No entanto, não se deveria supor que toda a epiderme fosse constituída por células idênticas, já que poderia surgir (e transmitir-se hereditariamente) uma mecha de cabelo de cor diferente, na cabeça de uma pessoa. Cada característica que fosse transmitida independentemente teria seu determinante particular: “Designarei as células ou grupos de células que podem variar independentemente a partir do germe como as ‘partes hereditárias’ ou ‘determinadas’, e as partículas do plasma germinativo que lhes correspondem e que as determinam, de ‘partes determinantes’, ou ‘determinantes’”⁶³.

Essas unidades de segundo nível são semelhantes ao conceito de fatores mendelianos ou genes, no sentido de serem responsáveis por propriedades específicas de tecidos ou de órgãos particulares. Seriam dotadas de relativa estabilidade e identidade: “O determinante não é uma massa desconexa de diferentes bióforos, mas *uma unidade vital de ordem mais elevada do que o bióforo, possuindo qualidades especiais*”⁶⁴. No entanto, cada célula possuiria um grande conjunto de determinantes associados a cada característica (e não um par de genes, por exemplo). Tanto os determinantes quanto os bióforos seriam submicroscópicos, ou seja, abaixo do limite de visibilidade⁶⁵. Os determinantes não seriam livres e independentes uns dos outros, e sim estruturados em unidades maiores, chamadas “ids” (um termo cunhado por Weismann a partir da palavra “idioplasma”, utilizada anteriormente por Carl Nägeli)⁶⁶.

[...] somos levados à suposição de *grupos de determinantes*, cada um dos quais representa uma unidade vital de terceiro grau, já que é composto por determinantes, que por sua vez são feitos de bióforos. Essas são as unidades que formulei de modo diferente muito tempo atrás, e ao qual foi dado na época o nome de *plasmas germinativos ancestrais*. Falarei agora sobre eles como ‘ids’, um termo que lembra o ‘idioplasma’ de Nägeli⁶⁷.

Um *id* conteria determinantes associados a todos os tecidos e partes de um organismo, ou seja, um único *id* seria, em princípio, suficiente para a produção de um indivíduo: “Teoricamente, portanto, um *id* seria suficiente para a ontogenia”⁶⁸. No entanto, as células germinativas contêm muitos *ids* diferentes, provenientes dos seus ancestrais⁶⁹. Por isso, ele os chamava também de “plasma ancestral”.

Cada célula germinativa conteria um grande número de *ids* diferentes, provenientes dos diversos antepassados do indivíduo em questão. Esses *ids* se agrupariam em unidades ainda maiores, os “idantes”,

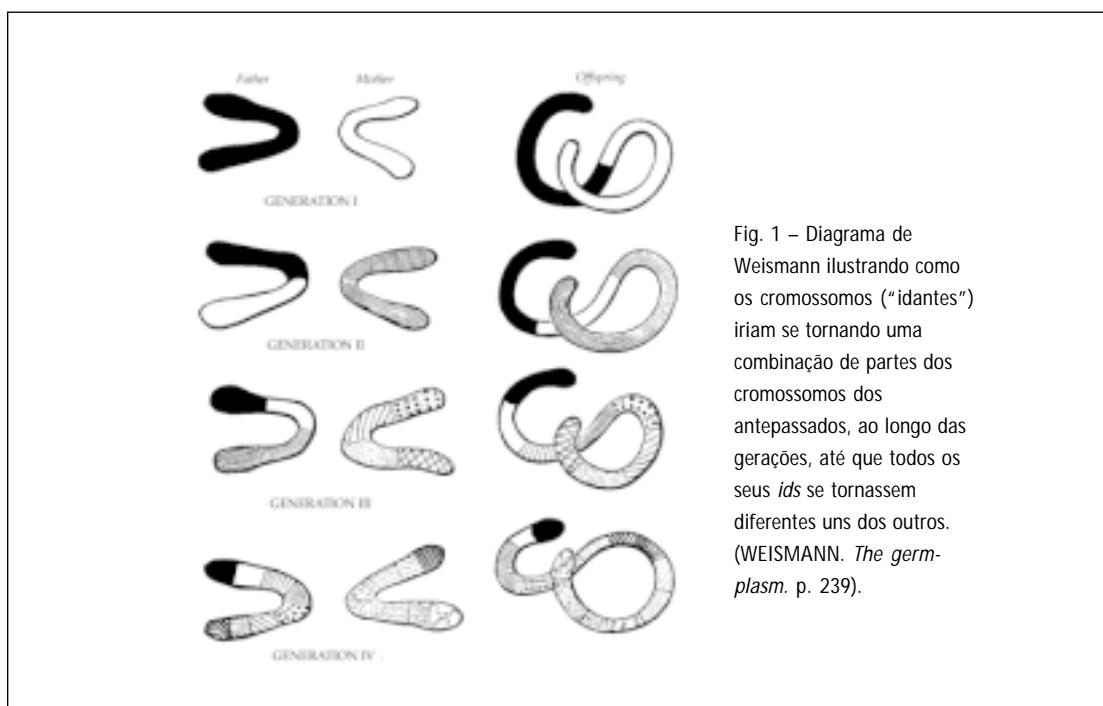
que Weismann associou aos cromossomos⁷⁰. Esse modelo estava de acordo com algumas concepções citológicas da época, que interpretavam os cromossomos como algo semelhante a um colar de partículas de cromatina. As menores partículas de cromatina (os “microssomos”) corresponderiam aos *ids*.

[...] já exprimi a opinião de que essas massas de cromatina no núcleo em forma de bastão, de anéis ou de grânulos – os cromossomos – devem ser considerados como equivalentes não a *ids* isolados, mas a séries ou agregados de *ids*. Por isso eu propus chamar os cromossomos de *idantes*, para manter uma certa uniformidade de nomenclatura. É provável que os *ids* correspondam aos pequenos grânulos até agora chamados de ‘microssomata’ que se sabe formarem os *idantes* individuais em muitos animais⁷¹.

Os cromossomos compostos, consistindo em vários *ids*, tais como provavelmente são todos os elementos de substância nuclear em forma de bastão ou de faixa, eu designo por ‘*idantes*’⁷².

Em muitos casos esses ‘*ids*’ poderiam ser equivalentes aos cromossomos, pelo menos nos casos em que os cromossomos são simples, isto é, não são compostos por várias estruturas semelhantes. Assim, no crustáceo de água salgada *Artemia salina*, que possui 168 cromossomos granulares minúsculos, cada um desses cromossomos deve ser considerado como um *id* [...]. Mas quando vemos em muitos animais cromossomos maiores em forma de fita ou de bastão, e quando esses são compostos por uma série de grânulos, como o são, por exemplo, na freqüentemente mencionada *Ascaris megalocephala*, cada um desses grânulos deve ser considerado como um *id*⁷³.

Os cromossomos, para Weismann, teriam uma permanência apenas relativa: na formação dos gametas, cada cromossomo seria reduzido à metade (não por uma divisão longitudinal, mas transversal), perdendo assim metade dos seus *ids*. Depois, pela união dos cromossomos paternos com os maternos (por suas extremidades), seriam reconstituídos cromossomos inteiros “híbridos”, em que cada metade viria de um dos progenitores. Pela sucessão de processos desse tipo, ao longo de várias gerações, os cromossomos iriam se tornando coleções de um grande número de *ids* diferentes, provenientes de diferentes antepassados (Fig. 1).



O SURGIMENTO DE VARIAÇÕES

Em seus trabalhos mais antigos sobre hereditariedade, Weismann enfatizou a *constância* do plasma ancestral, contrapondo-se à herança de caracteres adquiridos. A herança de caracteres adquiridos só poderia existir, segundo ele, no caso de seres unicelulares, nos quais não há separação entre o plasma germinativo e o somático, e portanto qualquer alteração constitucional poderia ser passada para os descendentes, já que a reprodução é apenas um processo de crescimento e bipartição.

Alguns historiadores, dando importância excessiva a esse aspecto, parecem não ter percebido que depois ele mudou seu enfoque, e assim descrevem o pensamento do autor: “Uma vez que o soma foi formado, ele atua apenas como um “anfitrião” para preservar o material germinal. Nenhuma mudança que afeta o corpo é comunicada ao plasma germinativo, e assim o organismo só pode passar para a geração seguinte aquilo que recebeu de seus progenitores⁷⁴”.

No entanto, a seleção natural só pode atuar se existirem variações que são herdadas. De onde podem surgir variações, se cada indivíduo só passa para a geração seguinte aquilo que recebeu de seus ancestrais?

Um primeiro processo para o surgimento de variações, segundo Weismann, seria a formação de novas combinações de determinantes, através da reprodução sexual. Ele chamou esse processo de *amphimixis*, que poderíamos traduzir como “anfimixia”. Esse seria o motivo pelo qual os filhos de um casal não são iguais entre si como gêmeos idênticos, e seria uma importante fonte de variabilidade, sobre a qual a seleção natural poderia atuar. No entanto, uma mera recombinação de determinantes nunca poderia levar à produção de novas espécies: se nada de novo surgisse, os seres humanos só poderiam possuir os mesmos determinantes que já existiam nos primeiros seres unicelulares⁷⁵.

Embora o processo de *amphimixis* seja uma condição essencial para o desenvolvimento ulterior da espécie, e para sua adaptação a novas condições de existência entre os organismos mais elevados e mais complexos, *ele não é a causa primária da variação hereditária*. Por meio dele as variações específicas que já existem em uma espécie podem ser combinadas continuamente de modos novos, mas ele é incapaz de produzir novas variações, embora geralmente pareça fazê-lo⁷⁶.

Para poder compreender o processo evolutivo, dentro da teoria de hereditariedade de Weismann, é necessário supor que os *ids* possam ir se tornando cada vez mais complexos, através de dois processos: aumento do número de determinantes, e sua modificação progressiva, de modo a gerar grande variedade deles. Isso se torna ainda mais claro se refletirmos que os organismos inferiores – por exemplo, esponjas e pólipos – devem possuir um número muito pequeno de determinantes quando comparados às formas mais elevadas, como os pássaros e os mamíferos. *O número de determinantes em um id do plasma germinativo aumentou portanto consideravelmente, e mesmo enormemente, no decorrer do desenvolvimento filético⁷⁷*.

Sob o ponto de vista somático, Weismann supôs que pudesse ocorrer, durante a evolução filogenética, primeiramente um aumento do número de células de um certo tipo, sem que as células em si variassem, e depois uma mudança de uma parte delas, de modo a gerar uma diferenciação de partes de um órgão, ou um novo órgão a partir de um antigo. A nível microscópico, isso corresponderia primeiro a uma multiplicação dos determinantes relacionados a certa característica ou tecido, depois a diferenciação dos mesmos⁷⁸.

Mas como, exatamente, poderiam surgir essas modificações? Inicialmente, Weismann acreditava que o organismo só podia reproduzir cópias iguais a ele próprio, mas que essa cópia podia ter irregularidades porque o organismo também podia reagir a influências externas e se desviar de sua tendência hereditária⁷⁹. Para conciliar esse modelo com a teoria darwiniana, nosso autor introduziu a hipótese de que ocorreriam mudanças muito pequenas e graduais, ao acaso, nos bióforos e nos determinantes.

Se supusermos, como Darwin, que a transformação das espécies é gradual, originando-se em variações

individuais que são aumentadas e direcionadas pela seleção, segue-se que um processo correspondente no idioplasma não pode ser devido a uma variação brusca e completa no id inteiro, mas deve começar com mudanças nos bióforos individuais ou nos determinantes individuais e em grupos de determinantes, e deve então se estender gradualmente a grupos mais numerosos, até que finalmente a natureza do id se torne completamente diferente, ou pelo menos em grande parte⁸⁰.

Os determinantes da teoria de Weismann desempenhavam um papel semelhante aos genes da genética moderna, porém eles eram muito mais variáveis, e poderiam sofrer mudanças graduais, contínuas, pela adição de um pequeno número de moléculas. Como cada determinante era considerado como um grupo de muitos bióforos, e cada bióforo era considerado como um agregado de muitas moléculas, os aumentos podiam ser considerados quase contínuos. Assim, a teoria do plasma germinativo de Weismann admitia a possibilidade de variações contínuas, ao contrário da genética moderna.

A causa das variações seria um efeito direto das influências externas sobre os bióforos e determinantes⁸¹. Uma mudança de temperatura, ou de tipo de nutrição poderia ter uma influência sobre o próprio plasma germinativo. Além disso, mesmo em condições relativamente constantes, poderiam ocorrer pequenas variações ao acaso, pois durante todos os processos vitais os bióforos e determinantes estão crescendo e se dividindo, e poderiam sofrer mudanças contínuas de composição, que podem ser flutuações muito pequenas, mas que seriam a causa primária das variações⁸².

SELEÇÃO GERMINAL

O fato de Weismann exagerar o papel da seleção no processo evolutivo provocou inúmeras críticas, tanto por parte dos adeptos do chamado *lamarckismo*, como daqueles, dentre os quais muitos selecionistas, que não aceitavam a onipotência da seleção natural. Isso o levou a admitir, em torno de 1895, que: “Embora o princípio da seleção pareça resolver da maneira mais simples a charada da adaptação de todos os organismos que estão surgindo, aparece ainda mais claramente no decorrer das investigações posteriores deste problema, que não se pode explicar tudo através dela, pelo menos em suas limitações originais⁸³”.

Existem muitos fatos que parecem ser inteligíveis apenas em termos da teoria de Lamarck. Alguns exemplos são a existência de grande número de órgãos vestigiais ou rudimentares que degeneraram pelo desuso, os vestígios de olhos de animais que vivem no escuro, de asas em pássaros que correm, de pernas traseiras em mamíferos que nadam (baleias), e de músculos nas orelhas do homem, que não move mais suas orelhas, e assim por diante⁸⁴.

Darwin já havia sugerido um mecanismo (independente do uso-desuso associado à herança de caracteres adquiridos) que poderia explicar, em parte, a diminuição de um órgão pouco usado: se um órgão sem uso diminuísse, isso beneficiaria o indivíduo, pois outros órgãos poderiam crescer e se desenvolver, absorvendo os nutrientes que não eram mais necessários para aquele órgão inútil. Ou seja: haveria uma economia do organismo, que seria benéfica para o indivíduo⁸⁵. No entanto, havia um problema: era preciso supor que a redução, uma vez iniciada, prosseguia até o desaparecimento total ou quase total do órgão. A economia de nutrientes não poderia explicar por que razão o órgão continuava a diminuir mesmo quando já estivesse muito pequeno e sua redução não pudesse beneficiar significativamente o indivíduo. Que benefício traria uma redução das patas posteriores da baleia, depois que elas já estivessem muito pequenas, comparadas com o corpo imenso do animal?

Weismann propôs duas hipóteses auxiliares: inicialmente a teoria da panmixia e mais tarde a teoria da seleção germinal. Talvez tivesse feito isso para fortalecer a teoria da seleção natural em seus pontos mais fracos. A teoria da panmixia procurava explicar a degeneração de órgãos através da seleção natural:

Agora se a ação conservadora da seleção natural assegura a manutenção de partes e órgãos de uma espécie na sua perfeição máxima, segue-se que estes *cairão abaixo do máximo tão logo a seleção pare de agir*. E a cessa tão logo um órgão deixe de ser de uso para sua espécie, como o olho em espécies de crustáceos que descem às profundidades escuras de nossos lagos, ou às zonas abissais no oceano, ou no sistema subterrâneo de cavernas. Nesse caso toda a seleção de indivíduos cessa com relação ao olho [...]⁸⁶

Weismann esclareceu que no exemplo acima tanto os indivíduos com visão melhor, como aqueles com visão pior iriam transmitir suas características aos descendentes. Pela cessação da utilidade dos olhos, os que tivessem boa visão não seriam selecionados, e os com olhos piores teriam igual chance de sobreviver, e a mistura dos determinantes correspondentes a olhos melhores e piores, pela anfmixia, conduziria a uma deterioração geral dos olhos⁸⁷. Kellogg, entretanto, considera difícil explicar a degeneração (no grau encontrado em centenas de casos) com base apenas na panmixia uma vez que “não está incluído nenhum fator ou influência que resuma ou acumule variações numa direção retrogressiva mais do que qualquer outro”⁸⁸.

Era necessária alguma outra explicação. Sob o ponto de vista de sua teoria da hereditariedade, o desaparecimento de uma parte que se tornou inútil deveria ser explicado a partir de mecanismos no idioplasma. Nesse caso, os determinantes correspondentes a essa parte ou órgão devem ter ficado mais fracos, não podendo mais se multiplicar como antes, e portanto gerando menor número de células⁸⁹.

Na tentativa de explicar a persistência das variações mínimas em relação às maiores em um órgão que não estava sendo utilizado, Weismann lançou mão da *seleção germinal*, proposta em torno de 1895-1896⁹⁰. Este processo consistia numa seleção entre os elementos do plasma germinativo⁹¹.

Conforme Weismann, no plasma germinativo ocorreria algo semelhante à seleção natural. Os determinantes lutariam pelo alimento disponível, pela oportunidade de crescer, tornarem-se vigorosos e se multiplicar. Ele explicou:

Chamei esses processos que ocorrem incessantemente dentro do plasma germinativo de Seleção Germinal, porque são análogos aos processos de seleção que já conhecemos relacionados com as unidades vitais maiores: células, grupos celulares e pessoas. Se o plasma germinativo for um sistema de determinantes, então as mesmas leis da luta pela existência em relação ao alimento e à multiplicação que dominam todos os sistemas de unidades vitais devem valer entre suas partes – entre os bióforos que formam o protoplasma do corpo celular, entre as células de um tecido, entre os tecidos de um órgão, entre os próprios órgãos, assim como entre os indivíduos de uma espécie e entre espécies que competem uma com a outra⁹².

Os determinantes precisam, em primeiro lugar, sofrer modificações. O crescimento e divisão dos determinantes depende de nutrientes, e os nutrientes, sob forma dissolvida, devem atravessar as partes das células até chegar ao núcleo; e dentro do núcleo devem atravessar várias partes até chegar aos bióforos e determinantes. A rapidez de crescimento dos determinantes deve depender da rapidez com que os nutrientes fluem até eles:

Se cada tipo de determinante sempre garantisse a mesma quantidade de nutrientes, todos cresceriam no mesmo grau, ou seja, em proporção exata a seu poder de assimilação. Mas sabemos que em condições menos diminutas, que podemos observar mais diretamente, não existe nunca igualdade absoluta, que todos os processos vitais estão sujeitos a flutuações; quaisquer pequenos obstáculos na corrente do fluido nutritivo, ou em sua composição, podem causar nutrição mais pobre de uma parte, ou melhor em outra⁹³.

As flutuações causariam desequilíbrio. Os determinantes que recebessem mais nutrientes, cresceriam mais, tornar-se-iam mais fortes e multiplicar-se-iam mais rapidamente. Os que recebessem menos cresceriam pouco, multiplicando-se mais lentamente. As flutuações seriam normalmente muito

pequenas e inobserváveis. No entanto, o efeito poderia ir aumentando. Os determinantes que tivessem se tornado mais fortes teriam também um maior poder de assimilação e tenderiam a crescer ainda mais, e inversamente para os que tivessem crescido menos. Assim, surgiria nos determinantes modificados uma tendência a continuar a variar na mesma direção, crescendo continuamente ou diminuindo continuamente. Se um determinante for se tornando maior e mais forte, os determinantes à sua volta devem ir se tornando mais fracos, porque receberão menos alimento. Há, assim, um tipo de competição entre os determinantes⁹⁴.

Como cada indivíduo tem muitos determinantes homólogos (associados à mesma característica), as mudanças só vão ter um efeito hereditário se ocorrerem em muitos determinantes homólogos ao mesmo tempo⁹⁵. Um determinante que se nutra mais abundantemente poderia crescer e se multiplicar mais rapidamente do que outros, e duplicar-se e ser transmitido em quantidade dupla aos descendentes⁹⁶. Além disso, poderiam sofrer mudanças em sua estrutura. As variações observáveis dependeriam do acúmulo de um grande número de flutuações desse tipo⁹⁷.

As variações seriam devidas portanto à ocorrência constante de leves desigualdades de nutrição no plasma germinativo, que afetam todos os determinantes de um modo ou de outro, levando a variações inicialmente infinitesimais, mas que podem se acumular. Pode ocorrer assim uma modificação em alguns determinantes, ou mesmo a duplicação em certos determinantes, e essa mudança seria transmitida hereditariamente, e estaria sujeita à seleção natural⁹⁸.

Toda nova variação hereditária seria originada nas flutuações dos determinantes por variações casuais de nutrição. As flutuações seriam ao acaso, e por isso poderiam aparecer em uma população tanto nos indivíduos em que certos determinantes estivessem crescendo, como em outros onde os mesmos determinantes estivessem diminuindo. A tendência a uma variação continuada na mesma direção da variação inicial é que produziria efeitos crescentes, que poderiam estar depois sujeitos à seleção natural. Quando as diferenças entre eles se tornassem significativas, a seleção natural atuaria, preservando um tipo de determinante (o que estivesse crescendo ou diminuindo) e eliminando o outro tipo⁹⁹. Nosso autor concluiu que: “nesse caso, nós já temos em mãos uma explicação para toda variação herdável de uma parte, ascendente e descendente¹⁰⁰”.

No caso de um órgão que não estivesse sendo utilizado, as flutuações de nutrição dos determinantes correspondentes poderiam ocasionar tanto aumento quando diminuição do mesmo, ao acaso. No entanto, no caso de variações positivas, o órgão inútil tenderia a se desenvolver ainda mais, às custas de órgãos úteis, pois o crescimento e replicação mais rápidos de um determinante ocorre às custas de outros determinantes próximos. Assim, as variações positivas desses determinantes seriam prejudiciais aos indivíduos que as possuíssem, enquanto as variações negativas seriam benéficas, pois permitiriam o maior desenvolvimento de outros órgãos, e seriam por isso selecionadas, tendendo a se espalhar pela população¹⁰¹. Como a tendência dos determinantes de continuarem a crescer e se fortalecer (ou, inversamente, de diminuir e se enfraquecer) é mantida em gerações sucessivas, esse processo conduziria à gradual diminuição e, por fim, ao desaparecimento dos órgãos sem uso.

Tendo rejeitado a existência de herança de caracteres adquiridos, Weismann via a seleção germinal como o único modo de explicar o desaparecimento completo de órgãos sem uso. O naturalista procurou explicar também a existência de órgãos vestigiais (como nos pássaros que apresentam no período embrionário primórdios dos cinco dedos de seus ancestrais répteis). Em casos como esse, os determinantes já teriam se tornado tão fracos que não conseguiriam mais gerar os tecidos ou órgãos correspondentes na fase adulta, mas não teriam desaparecido, e portanto ainda atuariam na fase embrionária: “Falando metafóricamente, podemos expressar isso com base na teoria dos determinantes, dizendo que estes à medida que se tornam mais fracos, podem controlar apenas um período curto da ontogenia do órgão [...]”¹⁰².

Num dado momento, cautelosamente, Weismann admitiu tratar-se apenas de uma metáfora pois “não se pode saber o que realmente ocorre uma vez que se ignora o papel fisiológico dos determinantes,

ou mesmo as leis que governam a degeneração dos órgãos sem utilidade¹⁰³”. De fato, conforme Kellogg, as considerações de Weismann em relação ao plasma germinativo constituíam apenas uma hipótese interessante, uma vez que as partículas consideradas eram invisíveis e sua composição, aparentemente, não podia ser testada¹⁰⁴.

A resposta também estaria na seleção germinal. Pelas flutuações de nutrientes nas células germinativas, alguns determinantes poderiam entrar em um processo de crescimento e de fortalecimento, ou seja, de ascensão, que tenderia a continuar nas gerações seguintes, mesmo sem a intervenção da seleção natural. Se a maioria dos determinantes de um indivíduo tivesse sofrido esse aumento, seriam produzidas variações significativas dos órgãos ou tecidos correspondentes, e então a seleção natural entraria em ação, conforme esses indivíduos modificados fossem mais ou menos aptos à sobrevivência e à reprodução. Assim, ao invés de variações ao acaso de cada característica em cada geração – o que tenderia a produzir um aumento nulo, a longo prazo – a preservação das tendências dos determinantes a crescerem sempre ou diminuírem sempre é que levaria ao aparecimento gradual de diferenças significativas que pudesse ser selecionadas¹⁰⁵.

Num certo sentido, a seleção germinal produzia a “variação numa direção definida”, pois um órgão que começa a crescer tende a continuar seu crescimento. Weismann esclareceu, no entanto, que aquilo que entendia por “variação numa direção definida” não era a variação predeterminada desde o início, mas que inicialmente ocorria para todos os lados. Cada determinante de um dado plasma germinativo poderia variar para mais ou para menos em uma direção, e depois uma dessas direções seria selecionada, desde que isso fosse vantajoso¹⁰⁶. Ele queria deixar bem claro que não aceitava a *força filética* de Nägeli e Askenay, que admitia apenas a variação “definitivamente dirigida”.

Este papel da seleção germinal, de substituir as forças diretivas propostos por outros autores da época, não foi compreendido por alguns historiadores, como Bowler, por exemplo, que afirmou: “Novas variações só podem ser introduzidas por distorções na estrutura dos determinantes causadas por acidentes ocasionais de duplicação; mas o corpo não tem controle sobre tais acidentes, e a variação assim produzida é totalmente aleatória. A seleção assim se torna o único mecanismo concebível de evolução”¹⁰⁷. O que a teoria da seleção germinal introduz, na verdade, não é uma variação totalmente aleatória, e sim uma variação que adquire uma direção e um dinamismo próprios, após um período aleatório inicial.

Para Kellogg, a seleção germinal de Weismann, diferia da seleção natural no sentido darwiniano e “certamente admitia a manutenção das variações (*não* através da seleção natural) ao longo de linhas definidas, resultando em uma verdadeira ortogênese¹⁰⁸”. Assim, ele considera que, apesar da negações por parte de Weismann, sua seleção germinal implicava em ortogênese. Conforme Kellogg, a teoria da seleção germinal de Weismann repousava sobre duas hipóteses puramente especulativas. A primeira dizia respeito à teoria que lidava com a estrutura do plasma germinativo (teoria dos bióforos e determinantes). A segunda seria a luta pelo alimento disponível por parte dos bióforos. Continuando, ele explicou: “Não há provas obtidas a partir da simples observação ou experimento para a teoria, e existem algumas provas contra ela. E a grande necessidade de uma hipótese de trabalho para a explicação mecânico-causal das variações determinadas faz com que demos a esta pura especulação, mais atenção do que teria se a situação fosse diferente¹⁰⁹”.

Além disso, Kellogg apresentou outras objeções, tais como:

A mudança nos determinantes que competiam pelo alimento disponível deveria ser apenas quantitativa. Assim, a seleção germinal poderia explicar mudanças no fortalecimento ou tamanho dos órgãos dentro da espécie, mas não poderia explicar as mudanças qualitativas. Se a luta entre os determinantes fosse severa e verdadeira, então apenas os órgãos grandes e fortes deveriam sobreviver e os outros seriam aniquilados. Tal situação resultaria no desenvolvimento exclusivo de monstros, isto é, indivíduos onde faltariam inúmeros órgãos (os menores), e com todos os maiores super desenvolvidos¹¹⁰.

OUTROS NÍVEIS DA SELEÇÃO

Generalizando o conceito de seleção natural, Weismann introduziu o interessante conceito de que podem existir diferentes modos, graus ou níveis de seleção. Os processos de seleção natural e de seleção sexual ocorrem a nível de luta entre *indivíduos* pela sobrevivência e pela reprodução. Por isso, Weismann utilizou para esses casos o nome de “seleção pessoal”. Essa terminologia foi empregada pela primeira vez em sua discussão da seleção histonal, ou luta entre os tecidos:

Entre os tecidos também ocorre uma “luta”, e um processo de seleção, “(...) semelhante àquele que pensamos, com Darwin e Wallace, ocorrer entre organismos individuais. Assim como no último, que daqui em diante chamaremos de *seleção pessoal*, a variabilidade e a hereditariedade levam, na luta pela existência, à sobrevivência do mais apto, da mesma forma, na diferenciação histonal, os mesmos três fatores levam à vitória daquele que é mais adequado para as partes do corpo em questão¹¹¹”.

Assim como a seleção natural e a sexual atuam a nível de indivíduos, outros processos semelhantes devem ocorrer, exatamente pelos mesmos princípios gerais, em outros níveis:

É óbvio que, se o princípio da seleção age de alguma forma na natureza, ele deve atuar sempre que unidades vivas lutam entre si pelas mesmas exigências de vida, espaço e alimento, e essas unidades não precisam ser pessoas, mas podem representar toda categoria de unidades vitais, das menores unidades invisíveis até as maiores. Pois em todos esses casos são dadas as condições do processo de seleção: variabilidade individual, nutrição, e multiplicação, transmissão da vantagem obtida e, por outro lado, limitação das condições de existência – especialmente alimentos e espaço. Falando estritamente, portanto, devemos distinguir tantos tipos de processos de seleção quantas categorias existentes de seres vivos, e essas não podem ser separadas nitidamente umas das outras, além do fato de que temos que inferir muitas delas, e não podemos reconhecer suas gradações. Aqui, como em tudo o mais, devemos quebrar a continuidade da natureza em grupos artificiais e parece melhor assumir e distinguir entre quatro graus principais de processos seletivos que correspondem às categorias mais importantes e significativas de unidades vitais, a saber: Seleção Germinal, Histonal, Pessoal e Cormal¹¹².

Os três primeiros tipos de seleção, que já foram explicados (pessoal, histonal e germinal) podem ser assim resumidos:

1. Seleção pessoal: é o processo que decidiria se a variação iria se espalhar entre muitos descendentes e se tornar uma propriedade comum das espécies ou não. Estaria interagindo continuamente com a seleção germinal. A germinal apresentando variações hereditárias e a pessoal rejeitando as prejudiciais e aceitando as úteis: “Embora a seleção pessoal aparentemente selecione as pessoas mais bem adaptadas para a reprodução, na realidade ela seleciona as combinações mais favoráveis de ids do plasma germinativo [...]”¹¹³.

2. Seleção histonal: ocorreria entre os elementos do corpo (soma), entre os tecidos, ou partes dos tecidos dos seres multicelulares, ou nas unidades vitais (bióforos) de organismos mais simples. Nos seres pluricelulares, ela ocasionaria apenas mudanças “transitórias”, uma vez que não seriam transmitidas aos descendentes, isto é, cessavam com a morte do indivíduo onde teriam ocorrido¹¹⁴. Nos unicelulares, as modificações adquiridas pela seleção histonal poderiam ser transmitidas aos descendentes, tendo portanto uma importância para a teoria da evolução nos seus estágios mais simples.

3. Seleção germinal: dependeria da luta entre as partes que constituiriam o plasma germinativo, ocorrendo apenas nos organismos onde existe a diferenciação entre somatoplasma e plasma germinativo (ou seja, nos multicelulares), processo este que podia ser considerado a base de todas as variações hereditárias, portanto nos organismos mais evoluídos e diferenciados.

Além das seleções pessoal, histonal e germinal, que já foram explicadas, existiria um quarto nível: o “cormal”.

4. Seleção “cormal”: um processo que dependeria da luta entre colônias. Difere da seleção pessoal porque decide a adaptação de uma colônia como um todo – como, por exemplo, no caso de colônias de pólipos, de cupins ou de formigas.

Podemos distinguir como um quarto grau de seleção a Seleção Cormal, ou seja, o processo de seleção que realiza a adaptação de estirpes ou raças de animais e plantas, e que depende da luta de colônias entre si. Ela difere da seleção pessoal apenas por decidir não a aptidão da pessoa individual, mas a da raça como um todo. É indiferente se a estirpe em questão é uma estirpe no sentido material, ou apenas no sentido metafórico de partilhar a vida comum de uma grande família separada por divisão de trabalho. Em ambos os casos, na colônia de pólipos ou na colônia de formigas ou de térmitas, é o plasma germinativo coletivo, com todas suas diferentes formas pessoais, que é rejeitado ou aceito¹¹⁵.

Weismann criou a expressão “seleção cormal” a partir do grego *kormos*, que significa tronco ou caule. Sob o ponto de vista botânico, *cormo* é um tipo especial de bulbo, do tipo que ocorre no gladiolo (palma), em que anualmente brotam vários novos bulbos a partir do bulbo preexistente. No entanto, o termo também se aplica a um grupo, uma raça, uma família, uma estirpe, uma tribo – algum grupo de indivíduos provenientes de um “tronco” comum e que vivem juntos. Poderíamos utilizar o termo “seleção grupal”, já que Weismann explica que esse nível de seleção se aplica à competição entre colônias como um todo, por exemplo. É esse tipo de seleção que explica o desenvolvimento filogenético de características que não beneficiam o indivíduo em si (por exemplo, a esterilidade das operárias) e sim ao grupo como um todo.

Os poucos autores que descreveram a teoria de evolução de Weismann não deram a devida atenção à existência de todos os diferentes níveis de seleção considerados por ele. Segundo Mayr, por exemplo, existiriam apenas três níveis de seleção: o nível correspondente à competição entre indivíduos (seleção natural e sexual), o nível referente às partes ou órgãos de um mesmo organismo e o nível de competição entre os determinantes¹¹⁶. Certamente os dois níveis mais importantes na teoria de Weismann (o individual e o germinal) estão incluídos na lista de Mayr, mas não se deve esquecer da existência do quarto nível, o cormal, bem como a possibilidade de aplicar o conceito de seleção de uma forma ainda mais ampla, a outros níveis. Por exemplo: poder-se-ia considerar que a própria alteração qualitativa dos determinantes, através da adição de diferente bióforos, ou de proporções diferentes de seus bióforos correspondentes, como sendo o resultado de uma competição dos bióforos pelo espaço privilegiado dos cromossomos e pela sua sobrevivência como elementos do plasma germinativo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As idéias de Weismann tiveram ampla divulgação, na época de sua publicação, mas receberam pequena aceitação. Pode-se dizer que algumas de suas idéias básicas sobre hereditariedade – a separação entre plasma germinativo e somático, a impossibilidade de herança de caracteres adquiridos – foram aceitas rapidamente e integradas à ciência. Seu modelo microscópico sobre os processos de hereditariedade, pelo contrário, nunca recebeu grande aceitação, e sua abordagem da teoria da evolução, naquilo que tinha de novo (ênfase exclusiva dos processos de seleção e introdução de novos níveis de seleção), nunca se tornou popular. Na época em que Weismann publicou a versão madura de sua teoria da evolução, a genética mendeliana já estava se desenvolvendo, e logo depois surgiu a teoria cromossômica da hereditariedade. Essa teoria era incompatível com as idéias de Weismann, embora pudesse lembrar, em alguns de seus aspectos, a teoria da estrutura do plasma germinativo. A almejada síntese entre as

teorias da hereditariedade e evolução que Weismann desejava construir, por sua vez, apenas começou a adquirir um corpo mais sólido na década de 1930, com a teoria sintética da evolução.

Em relação à recepção sofrida por sua teoria evolutiva Weismann escreveu: “poucos zoólogos concordaram expressa e incondicionalmente com a pressuposição dos determinantes¹¹⁷”. Quando relacionou sua teoria de evolução à sua teoria da estrutura do plasma germinativo (bióforos e determinantes), Weismann a expôs ao mesmo tipo de críticas, tais como: a apresentação de elementos não visíveis que não podiam ser submetidos à observação nem investigados empiricamente¹¹⁸. Ou: seu caráter era quase metafísico, o que a afastava daquilo que poder-se-ia considerar como sendo uma hipótese científica¹¹⁹. Ou ainda: a teoria era especulativa, não podia ser verificada experimentalmente e o método empregado por Weismann era comparável ao método empregado pelos antigos filósofos da natureza¹²⁰. Outro tipo de crítica era o exagero do papel da seleção natural no processo evolutivo¹²¹.

Nem tudo no trabalho de Weismann era especulativo. Pode-se perceber que ele estava preocupado em fundamentar aquilo que afirmava com fatos, como por exemplo, a seleção natural através de diversos exemplos de adaptação de cores e mimetismo¹²². Diversas vezes ele via problemas naquilo que estava defendendo e os discutia. Entretanto, algumas vezes se serviu de exemplos imaginários e elementos inobserváveis em suas explicações. Quando estava explicando o desaparecimento de partes dos animais de determinadas espécies através da seleção germinal estava consciente dos problemas envolvidos na própria explicação: desconhecia-se o papel fisiológico dos determinantes ou mesmo as leis que governavam a degeneração do tecido. Entretanto, apesar disso, foi em frente, concluindo que era a seleção germinal que produzia a variação.

É interessante colocar que, dentre os críticos acima dois deles tiveram atitudes inusitadas. O primeiro, Wilson, pouco depois aderiu à hipótese cromossômica em sua fase inicial (1902-1903) quando havia pouquíssimas evidências experimentais favoráveis, mesmo reconhecendo todos os seus problemas. Esta hipótese (como a teoria de Weismann) admitia fatores inobserváveis dentro dos cromossomos. O segundo, Morgan, foi um crítico ferrenho das teorias mendeliana e cromossômica até 1910. No entanto, mudou de opinião repentinamente, sem que suas objeções a nível científico fossem respondidas, passando a aceitar exatamente o que criticava na teoria de Weismann e outras: fatores ou genes, inobserváveis, sobre os quais não existiam evidências diretas¹²³.

Vamos procurar entender o nosso zoólogo, a partir de como ele respondia a essas críticas. Dirigindo-se àqueles que não aceitavam os determinantes porque não podiam vê-los:

Para estes eu tenho afirmado enfaticamente que eles não tem sido vistos e nunca o serão, porque estão muito longe do limite da visibilidade, e assim só se tornam visíveis quando são agrupados em grandes agregados como os grãos de cromatina. Não tenho também nenhuma objeção a fazer para aquele que escolheu descrever todos os detalhes de sua atividade como meras hipóteses, como por exemplo, sua distribuição durante o desenvolvimento, sua “maturação”, sua migração do núcleo, e a maneira pela qual eles controlam a célula. Tudo isso é realmente um quadro imaginativo que pode estar correto até certo ponto, mas que pode estar errado; nenhuma prova formal disto foi obtida no presente; e estou contente se isto for admitido como possível. Por outro lado, a existência de determinantes parece-me, no sentido indicado, indubitável e demonstrável¹²⁴.

Isto mostra que Weismann tinha consciência do que estava fazendo. Poderia ter ocorrido (como às vezes ocorre na história da ciência) que Weismann não tivesse percebido que lidava com hipóteses a respeito de entes inobserváveis – ele poderia confundir suas hipóteses “imaginativas” com certezas. No entanto, nesse caso específico, nota-se que ele não o faz e, sim, tem clareza sobre o que está fazendo – e isso merece ser enfatizado: Weismann se contentava com a possibilidade de sua teoria vir a ser admitida e demonstrada algum dia. Para ele, a utilização de hipóteses como dispositivos heurísticos¹²⁵ não constituía um problema. Nem tampouco o uso de elementos inobserváveis em suas

explicações. Afinal de contas tanto a química (teoria atômica) como a física (teoria do éter) da época trabalhavam com modelos deste tipo¹²⁶.

Weismann fez lembrar como o conhecimento do fuso nuclear na década de 1870 seguido da descoberta do centróssomo e mais recentemente do centríolo haviam maravilhado o mundo científico. Diante disso, não parecia plausível crer apenas naquilo que podia ser visto. Ele lembrou que, embora, a química da época houvesse estabelecido com precisão admirável a proporção de peso dos átomos e moléculas, ainda não era possível precisar o tamanho absoluto das partículas últimas, sendo portanto plausível admitir a existência de partículas infinitamente pequenas, como as pressupostas na sua teoria da estrutura do plasma germinativo¹²⁷. É bom lembrar que Weismann não era um leigo e que ele se manteve à frente das pesquisas sobre o papel do núcleo e cromossomos na hereditariedade, modificando e desenvolvendo a sua teoria de hereditariedade da continuidade do plasma germinativo¹²⁸.

Talvez seus coetâneos tivessem falhado em perceber o que Weismann pretendia com sua teoria, bem como suas implicações futuras. Hans Stubbe, historiador da ciência contemporâneo, considera a teoria sobre a estrutura do plasma germinativo como sendo a mais importante contribuição de Weismann, que foi confirmada e desenvolvida nas pesquisas genéticas durante as três primeiras décadas do século XX. Ele comentou:

Quando Weismann descreveu inicialmente essas idéias elas foram consideradas hipotéticas e especulativas. Subseqüentemente, entretanto, muitas delas puderam ser formuladas mais precisamente através da pesquisa exata, um fato que mostra a importância vital do trabalho fundamental de Weismann e os incansáveis esforços em seus estudos científicos em sua época revelam o quanto ele indicou o caminho para os desenvolvimentos posteriores¹²⁹.

Ao escrever uma resenha crítica da *Evolution theory*, Bateson, apesar de reconhecer as contribuições de Weismann com relação à teoria da hereditariedade, considerou que esta obra apareceu quando já estava ultrapassada:

Mas mesmo tendo todos esses registros em mente, é impossível julgar com indulgência a *Evolution theory*. Ela deveria ter aparecido há trinta anos atrás. A Seleção Natural era então uma idéia nova. Variação e hereditariedade eram campos novos. A luta pela existência era uma força imponente, e a tentação de supor que ela era o único fator na evolução era grande. Esta visão tinha muitos atrativos. Economizava hipóteses, oferecia um sistema completo, e salvava problemas posteriores. Caos numa extremidade, ordem na outra; variação promíscua *ad libitum* em todas as direções; a Seleção Natural guiando e eliminando, havia uma solução apresentada prontamente. O Professor Weismann foi o primeiro a nutrir esta crença simples, alegando nos termos colocados que o princípio da seleção era 'onipotente' [...]¹³⁰

Talvez Weismann possa ser considerado um representante do século XIX. Isso parece ter contribuído para a rejeição de suas idéias. Como vimos, suas idéias sobre evolução se desenvolveram a partir da década de 1860. Embora estas houvessem sido mudadas gradualmente e adaptadas (conforme dizia o próprio Weismann) aos novos conhecimentos, conservaram algumas das características do próprio século em que foram produzidas.

Notas

(Endnotes)

* Bióloga, mestre e doutora em Ciências Biológicas na área de Genética, pela UNICAMP, especialista em história da ciência. Este trabalho foi desenvolvido durante estágio de pós-doutoramento no Grupo de História e Teoria da Ciência, UNICAMP. Email: lacpm@uol.com.br

. Agradeço o apoio da FAPESP sem o qual teria sido impossível desenvolver o presente trabalho, e ao Prof. Dr. Roberto Martins por suas críticas e sugestões.

1 - Uma visão geral sobre a vida e a obra de Weismann é encontrada em GILLISPIE, Charlton Colston (Ed.). *Dictionary of scientific biography*. New York: Charles Scribners Sons, 1981. v. 14, p. 232-239; ROBINSON, Gloria; CONKLIN, Edwin G. *August Weismann*. *Science*, v.41, p. 917-923, 1915.

2 - Este princípio ou lei é erroneamente atribuído a Lamarck e chamado de lamarckismo. Embora faça parte de sua teoria de “evolução” não foi uma idéia original do mesmo. Ver: MARTINS, Lillian Al-Chueyr Pereira. A teoria da progressão dos animais de Lamarck. 1993. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – UNICAMP, Campinas, 1993, capítulo. 5. Acerca da refutação do princípio dos caracteres adquiridos, ver WEISMANN, August. *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Trad. Edward B. Poulton, Selmar Schönland e Arthur E. Shipley. Oxford: Clarendon Press, 1889, capítulos 7 e 8; e MAYR, Ernst. *Weismann and evolution*. *Journal of the History of Biology*, v.18, n.3, p. 313-5, 1985.

3 - Cf. WEISMANN, August. *The germ-plasm. A theory of heredity*. Trad. Newton Parker e Harriet Rönnfeldt. New York: Charles Scribner's Sons, 1893. Ver também: CHURCHILL, Frederick B. *August Weismann and a break from tradition*. *Journal of the History of Biology*, v.1, p. 102-3, 1968. Entretanto, Weismann não foi o primeiro a conceber a continuidade da substância responsável pela hereditariedade. Francis Galton e Gustav Jäger o anteciparam, mas foi Weismann quem lidou com suas implicações. Cf. STUBBE, Hans. *History of Genetics from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws*. Trad. T. R. Waters. Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 1972. p. 8.

4 - ROBINSON, Gloria. *A prelude to genetics, theories of a material substance of heredity: Darwin to Weismann*. Lawrence: Coronado Press, 1979. p. 233.

5 - GILLISPIE, Charlton Colston (Ed.). *Dictionary of scientific biography*. New York: Charles Scribners Sons, 1981. v. 14. p. 233-4; ROBINSON, Gloria; WEISMANN, August. CHURCHILL, Frederick B. *August Weismann and a break from tradition*. *Journal of the History of Biology*, v. 1, p. 91-2, 1968.

6 - Ver a respeito BOWLER, Peter. *The eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1992. p. 40.

7 - Conforme Vernon L. Kellogg, as idéias de Weismann logo encontraram antagonistas (os neolamarckistas) que aceitavam alguns aspectos da teoria geral de adaptação e formação das espécies, inicialmente proposta por Lamarck. Entre estes estavam Herbert Spencer, na Inglaterra; Alpheus Packard, nos EUA e Theodor Eimer na Alemanha. Cf.

8 - *Ibidem*, p. 130.

9 - Iremos partir da obra de Weismann, *Vötrage über Descendenztheorie*. Sua primeira edição data de 1902. Entretanto, utilizaremos neste trabalho: WEISMANN, August. *The evolution theory*. Trad. J.A. Thomson ; M. R. Thomson. London: Edward Arnold, 1904. Reprint: New York: AMS Press, 1983. 2 v. v. 1, p. vi.

10 - Mivart assumiu a cadeira de Zoologia no St. Mary's College em Londres em 1862, com o apoio de Thomas Huxley e Richard Owen. Com o tempo começou a ter dúvidas de que a evolução pudesse ser explicada somente a partir de processos naturais. Em 1871, ao publicar o seu *Genesis of species*, rompeu com a tradição darwinista. Chamou a atenção para a dificuldade de compreender a formação de órgãos complexos, a partir de uma série de intermediários, onde cada termo deveria encerrar uma melhora adaptativa em relação ao anterior. Cf. BOWLER, Peter. *Charles Darwin. The man and its influence*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. p. 166.

11 - *Ibidem*. *Idem*, *Evolution. The history of an idea*. Revised edition. Berkeley: University of California Press, 1989. p. 246.

12 - Samuel Butler, na Inglaterra, inicialmente apoiou as idéias darwinistas. Entretanto, em 1879, em sua obra *Evolution old and new*, passou a defender que a herança dos caracteres adquiridos oferecia a possibilidade de reconciliar o evolucionismo com a teologia natural. Nesta obra ele rejeitava o princípio da seleção natural. Cf. BUTLER, Samuel. *Evolution, Old and new or Theories of Buffon, Dr. Erasmus Darwin and Lamarck, as compared with that of Mr.*

Charles Darwin. Salem: S. E. Cassino, 1879. capítulo 19; BOWLER, P. *The man and his influence*, op. cit., 1990. p. 173.

14 - RIDLEY, Mark. *Embryology and classical zoology in Great Britain*. In: HOLDER, T. J.; WITKOWSKI, J. A.; WYLIE, C. C. (Eds.). *A history of embryology. The Eight Symposium of the British Society for Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University, 1986. p. 41-5.

15 - Lankester aceitava a teoria da recapitulação de Ernst Haeckel. Ver a respeito de Lankester: RIDLEY, Mark. *Embryology and classical zoology in Great Britain*. In: HOLDER, T. J.; WITKOWSKI, J. A.; WYLIE, C. C. (Eds.). *A history of embryology. The Eight Symposium of the British Society for Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University, 1986. p. 40-1; BOWLER, *Evolution*, 1989. p. 286-90.

16 - *Ibidem*, p. 246. HUXLEY, *Evolution, the modern synthesis*. New edition. London: Chatto & Windus, 1963.

17 - WELDON, Raphael. *Organic variations*. *Nature*, v.58, p.594-596, 1898. p. 595.

18 - BOWLER, *The eclipse of darwinism*. op. cit., p. 41.

19 - WEISMANN, *The evolution theory*. op. cit., v. 1, p. vi.

20 - *Ibidem*, v. 1, p. v. Esta idéia também aparece em uma obra anterior: *Idem*, *The germ-plasm*, op. cit. p. 410.

21 - *Idem*, *The evolution theory*. op. cit., v. 1, p. ix.

22 - *Ibidem*, v. 2, p. 312.

23 - *Ibidem*, v. 2, p. 331.

24 - BATESON, William. *Evolution for amateurs*. [Critical review] *The evolution theory*. By Dr. August Weismann. *The Speaker*, 24 June 1905. Reproduzido em: BATESON, Beatrice. *William Bateson, F. R. S.: naturalist, his essays and addresses, together with a short account of his life*. Cambridge: Cambridge University Press, 1928, p. 238.

25 - DARWIN, Charles. *The origin of species by means of natural selection*. 6. ed. Chicago: Encyclopaedia Britannica, 1952. p. 239. (Great Books of the Western World, 49).

26 - Weismann considerava a geração espontânea dos primeiros seres vivos como sendo um postulado. Os primeiros grupos de moléculas capazes de se reproduzir teriam sido gerados espontaneamente a partir da matéria inorgânica. Ver: WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 2, p. 391-2.

27 - É importante esclarecer que Weismann considerava variação como sendo as diferenças entre os progenitores e descendentes, de maneira análoga a Darwin. Ver: WEISMANN, *The germ plasm*. op. cit., p. 410.

28 - *Idem*, *The evolution theory*, op. cit., v. 1, p. 39.

29 - De Vries acreditava que novas espécies surgiam bruscamente, por uma mudança simultânea de várias características de uma espécie anterior. Era essa mudança que ele chamava de “mutação”. DE VRIES, Hugo. *The mutation theory*. Trad. de J. B. Farmer e A. D. Darbishire. Chicago: Open-Court publishing Co., 1909-1910.

30 - WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 2, p. 329.

31 - *Ibidem*, v. 1, p. 55.

32 - Neste caso ele está referindo à chamada força filética de Carl Nägeli, que admitia que a evolução ocorria apenas em uma determinada direção. *Ibidem*, v. 1, p. 55-6.

33 - BATESON, op. cit., p. 450.

34 - WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 1, p. 199.

35 - *Ibidem*, v. 1, p. 57.

36 - *Ibidem*, p. 58.

37 - *Ibidem*.

38 - *Ibidem*, p. 58-90.

39 - *Ibidem*, p. 180.

40 - *Ibidem*, p. 182-3.

41 - *Ibidem*, p. 197.

42 - As pétalas que compõem a corola de uma flor podem ser livres, podendo ser destacadas independentemente (corola dialipétala ou coripétala) ou então estar fundidas, formando uma peça só (corola gamopétala). Weismann está se referindo a este segundo tipo de corola.

43 - Ibidem, p. 198.

44 - Ibidem, p. 199.

45 - Ibidem, p. 210-39.

46 - Ibidem, p. 222.

47 - Ibidem, p. 237.

48 - Ibidem, p. 239.

49 - Ibidem, p. 247.

50 - Ibidem, p. 265.

51 - Ibidem, p. 240-52.

52 - Ibidem, p. 245.

53 - Ibidem, p. 247.

54 - Ibidem, p. 244.

55 - Utilizamos as traduções francesa e inglesa: WEISMANN, *Essays upon heredity and kindred biological problems*, op. cit. Idem, *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*. Trad. Henry de Varigny. Paris, Charles Reinwald, 1892.

56 - A estrutura do plasma germinativo foi discutida detalhadamente por Weismann em sua obra *Das Keimplasma*, de 1892 (utilizamos a tradução norte-americana, feita por Newton Parker e Harriet Rönfeld com o apoio do próprio autor: *The germ-plasm*, op. cit.). Aparece também uma boa descrição da teoria em WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit. v. 1, capítulos 17-19, p. 345-416. Não será possível apresentar em detalhe a visão de Weismann sobre hereditariedade e fenômenos correlatos (regeneração, diferenciação, etc.) neste artigo, por se tratar de uma teoria extremamente complexa. Serão indicados apenas os principais aspectos relevantes para sua teoria de evolução.

57 - A teoria de Weismann inspirou-se em vários trabalhos anteriores que propuseram modelos microscópicos para a hereditariedade, tais como o do próprio Charles Darwin, de Herbert Spencer, de Carl Nägeli, de Hugo de Vries e outros. Um estudo geral sobre todas essas teorias pode ser encontrada em: ROBINSON, *A prelude to genetics, theories of a material substance of heredity*, op. cit. Sobre a teoria do nosso autor, ver WEISMANN, *The germ-plasm*, capítulo 1; Idem, *The evolution theory*, op. cit., v. 1, capítulos 17-19.

58 - Ibidem, v. 1, p. 369.

59 - WEISMANN, *The germ-plasm*, p. 40.

60 - Ibidem, p. 42.

61 - Ibidem, p. 43.

62 - WEISMANN, *The evolution theory*, v. 1, p. 355.

63 - WEISMANN, *The germ-plasm*, p. 57.

64 - Ibidem, p. 60.

65 - WEISMANN, *The evolution theory*, v. 1, p. 369.

66 - "Chamarei a substância hereditária de uma célula de seu 'idioplasma', seguindo o exemplo de Nägeli, embora ele o procurasse na substância da célula e não o núcleo, e tivesse uma concepção diferente de seu modo de ação". Ibidem, v. 1, p. 349.

67 - Idem, *The germ-plasm*, p. 62.

68 - Ibidem, p. 63.

69 - Idem, *The evolution theory*, v. 2, p. 38.

70 - Alguns autores, como Ernst Mayr, não compreenderam corretamente esses quatro níveis hierárquicos do plasma germinativo. Mayr somente fala dos três primeiros, e afirma que Weismann associava os ids aos cromossomos, o que é falso: "Os determinantes, por sua vez, são unidos entre si em uma arquitetura adquirida filogeneticamente em unidades ainda mais elevadas, os ids, que, como Weismann algumas vezes indica, são iguais aos cromossomos" Cf. MAYR, Ernst. *The growth*

of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Harvard University Press, 1982. p. 703.

71 - WEISMANN, *The germ-plasm*, op. cit., p. 67.

72 - Idem, *The evolution theory*, v. 1, op. cit., p. 349.

73 - Ibidem.

74 - BOWLER, Peter. *Evolution*, op. cit., p. 251.

75 - WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 2, p. 38.

76 - Idem, *The germ-plasm*, op. cit., p. 414.

77 - Ibidem, p. 415.

78 - Ibidem, p. 78-9.

79 - Ibidem, p. 411.

80 - Ibidem, p. 77.

81 - Ibidem, p. 415.

82 - Ibidem, p. 417.

83 - WEISMANN Apud KELLOGG, op. cit., p. 189.

84 - WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 1, p. 241.

85 - Ibidem, v. 2, p. 113.

86 - Ibidem, p. 115.

87 - Ibidem, p. 114-115 e p. 119.

88 - KELLOGG, op. cit., p. 192.

89 - WEISMANN, *The germ-plasm*, op. cit., p. 82).

90 - Cf. WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 2, capítulos 25-26, p. 113-58.

91 - Ibidem, p. 114.

92 - Ibidem, p. 119.

93 - Ibidem, p. 117.

94 - Ibidem, p. 117-8.

95 - WEISMANN, *The germ-plasm*, op. cit., p. 418.

96 - Ibidem.

97 - Ibidem, p. 422.

98 - Ibidem, p. 431.

99 - WEISMANN, *The evolution theory*, v. 2, p. 118-9.

101 - Ibidem, p. 120.

102 - Ibidem, p. 121.

103 - Ibidem, p. 121.

104 - KELLOGG, op. cit., p. 132 e 134.

106 - Ibidem, p. 385.

107 - BOWLER, op. cit., p. 251, grifo nosso.

108 - KELLOGG, op. cit., p. 135.

109 - Ibidem, p. 199.

110 - Ibidem, p. 201.

111 - WEISMANN, op. cit., v. 1, p. 247.

112 - WEISMANN, *The evolution theory*, op. cit., v. 2, p. 376.

113 - Ibidem, p. 377.

114 - Ibidem, p. 376-7.

115 - Ibidem, p. 378.

116 - MAYR, Ernst. Weismann and evolution. *Journal of the History of Biology*, v.18, n.3, p. 309, 1985.

117 - WEISMANN, The evolution theory, op. cit., v. 1, p. 396.

118 - HERTWIG, Oscar. The biological problem of to-day, Preformation or epigenesis? The basis of a theory of organic development. Authorized translation by P. Chalmers Mitchell. New York: Macmillan Co., [19-?]. p. 140. O original é Zeit- und Streitfragen der Biologie. Präformation oder Epigenesis? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Jena: Gustav Fisher, 1894. DARBISHIRE, F. A. A. Life's work in the theory of evolution. *Nature*, v. 72, n. 2, p. 201, 1905.

119 - WILSON, Edmund Beecher. The cell in development and inheritance. New York: Macmillan, 1896. p. 306

120 - MORGAN, Thomas Hunt. Evolution and adaptation. New York: Macmillan, 1903. p. 165-6.

121 - KELLOGG, op. cit., p. 130; BATESON, op. cit., p. 450.

122 - WEISMANN, The evolution theory, op. cit., v. 1 p. x e capítulos 4 e 5.

123 - A respeito ver: MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação. 1997. Tese (Doutorado em Genética) UNICAMP, Campinas, 1997; Idem. Lamarck e as quatro leis da variação das espécies. *Episteme*, v.2, n.3, p.33-54, 1997.

124 - WEISMANN, The evolution theory, op. cit., v. 1, p. 396-7.

125 - MAYR, op. cit., p. 324.

126 - Estes modelos eram aceitos pela comunidade científica com pouquíssimas exceções, como o físico Ernst Mach ou o químico Wilhelm Oswald.

127 - WEISMANN, The evolution theory, op. cit., v. 2, p. 157.

129 - STUBBE, op. cit., p. 259.

130 - BATESON, op. cit., p. 449-50.

Artigo recebido em 11/1999.