

# Vladimir A. Kostitzin, teórico, ignorado pelos arquitetos da síntese evolutiva

Aldo Mellender de Araújo

**Resumo:** A tradição historiográfica sobre a síntese evolutiva consagrou os nomes de Ronald A. Fisher, John Burdon S. Haldane e Sewall Wright como os três grandes teóricos que fundamentaram quantitativamente os mecanismos de mudanças nas frequências gênicas e genotípicas nas populações, de modo particular os da seleção natural, mutação, deriva genética e fluxo gênico. Uma grande parte da produção empírica a partir da década de 1930, talvez a maioria, utilizou os modelos matemáticos destes autores como justificativa para os resultados encontrados. A partir deles, além dos trabalhos experimentais de Dobzhansky generalizou-se a expressão equivocada de que “evolução é mudança nas frequências gênicas.” Dentro deste contexto, publicar artigos que enfatizassem mudanças nas frequências de fenótipos (e não de genes), não era bem recebido, ou, utilizando-se uma expressão mais forte, era “sabotado” pelos editores dos principais periódicos sobre evolução da época. Vladimir Kostitzin foi um matemático russo, radicado em Paris, que a partir do final dos anos 20 passou a publicar uma série de artigos onde utilizava essencialmente fenótipos nos seus modelos, para chegar a conclusões idênticas às do trio Fisher, Haldane, Wright. No presente artigo discute-se algumas razões para o total desconhecimento daquele autor na literatura sobre evolução.

**Palavras-chave:** modelos matemáticos clássicos; síntese evolutiva; fenótipos como alvo da seleção

## Vladimir A. Kostitzin, theoretician, ignored by the architects of the evolutionary synthesis

**Abstract:** The historiographic tradition of the evolutionary synthesis emphasized the names of Ronald A. Fisher, John S. Burdon Haldane and Sewall Wright as the three great theoreticians who laid quantitatively the foundations of the mechanisms of change in gene and genotypic frequencies in populations, particularly those of natural selection, mutation, genetic drift and gene flow. A great deal of empirical production from the 1930s, perhaps most, used the mathematical models of these authors to justify the published results. From them, plus the experimental work of Dobzhansky helped to generalize a widespread misconception that "evolution is change in gene frequencies." Within this context, to publish articles that emphasized changes in the frequencies of phenotypes (not genes), was not well received, or, using a stronger expression, was "sabotaged" by the editors of major journals on evolution of the time. Vladimir Kostitzin was a Russian mathematician, who lived in Paris, which from the late 20's published a series of articles where essentially phenotypes were used in their models, to arrive at similar conclusions to the trio Fisher, Haldane, Wright. In this

article we discuss some reasons for that author's total ignorance in the available literature on evolution.

**Keywords:** evolutionary synthesis; classical mathematical models; phenotypes as target for natural selection

# Vladimir A. Kostitzin, teórico, ignorado pelos arquitetos da Síntese Evolutiva

Aldo Mellender de Araújo\*

## 1 INTRODUÇÃO

A historiografia sobre a origem e o desenvolvimento da síntese evolutiva (teoria sintética da evolução) consagrou os nomes de John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) e Sewall Green Wright (1889-1988) como os três principais arquitetos dos modelos matemáticos que embasaram aquele movimento, principalmente por seus trabalhos dos anos 20 e 30 do século XX. Mais tarde, já na década de 1960, o nome de Motoo Kimura (1924-1994) veio somar-se ao trio acima, especialmente pela elaboração da sua teoria da mutação neutra – deriva genética, ou simplesmente, teoria da neutralidade (Sarkar, 1992; Smocovitis, 1996; Dietrich, 2006). De outra parte, Theodosius Dobzhansky (1900-1975) é considerado o grande introdutor da experimentação nos estudos evolutivos que formaram a base da síntese. Como os dois lados de uma moeda, teoria e experimentação proporcionaram à biologia evolutiva uma respeitabilidade e um *status* científico até então só obtida pela física<sup>1</sup>.

No entanto, alguns historiadores e filósofos têm mencionado distorções no desenvolvimento da síntese, com algumas áreas sendo preteridas

---

\* Departamento de Genética, Instituto de Biociências e Grupo Interdisciplinar em Filosofia e História das Ciências, Instituto Latino-Americano de Estudos Avançados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500. Caixa Postal 15053, 91501-970, Porto Alegre, RS. E-mail: [aldomel@portoweb.com.br](mailto:aldomel@portoweb.com.br)

<sup>1</sup> Theodosius Dobzhansky, por exemplo, referindo-se à genética disse: “A genética é a primeira disciplina biológica que atingiu uma posição na qual a física está há vários anos. Pode-se com toda a justiça falar de uma coisa como genética matemática teórica e genética experimental, assim como na física” (Land, 1962).

em favor de outras (foi o caso, por exemplo, do pequeno significado da embriologia – biologia do desenvolvimento – para a elaboração da síntese); as expressões empregadas por tais historiadores e/ou filósofos para caracterizar esta situação tem sido *construção de teorias* (*construção evolutiva*, Provine, 1988), ou *redução de teorias* (Sarkar, 2004), dentre outras.

Este trabalho pretende discutir uma parte da contribuição à teoria matemática da evolução elaborada pelo geofísico e matemático russo Vladimir Alexandrovitch Kostitzin (*circa* 1883-1963), nos anos 30 do século XX, justamente quando a Síntese Evolutiva estava em processo de construção. Este autor publicou naquela década, uma série de importantes trabalhos teóricos os quais foram completamente ignorados pelos seus contemporâneos geneticistas citados no início deste texto.

## 2 QUEM FOI VLADIMIR KOSTITZIN ?

Segundo Francesco Scudo e James Ziegler (1976) é frustrante a ausência de informações sobre Kostitzin. Não só dicionários biográficos não o mencionam, como até mesmo o Conselho Nacional de Pesquisas, da França, país onde ele viveu e trabalhou durante mais de trinta anos, não foi capaz de fornecer informações sobre suas atividades. Desta forma, o pouco da biografia deste personagem deve-se ao cuidado e interesse de Francesco Scudo e James Ziegler, citados acima (Scudo & Ziegler, 1976). Um exemplo desta dificuldade em obter informações sobre Kostitzin é o fato de que o ano de seu nascimento não é conhecido com segurança: 1882 ou 1883 (uma publicação mais recente cita 1886: Lapenis, 2002).

Não se dispõe de informações sobre sua formação acadêmica, mas seus interesses posteriores indicam que deve ter sido em física ou matemática (ou ambas). Em meados da década de 1920, sua esposa, uma parasitologista, transfere-se para Paris; logo em seguida, por volta de 1927 ele vai juntar-se à ela naquela cidade<sup>2</sup>. Seus interesses voltam-se para a ecologia e a evolução, estimulado pelas conferências de Vito Volterra, sobre a “teoria

---

<sup>2</sup> É interessante mencionar a curiosa coincidência sobre o fato de que, em dezembro de 1927, Theodosius Dobzhansky ter chegado aos Estados Unidos (poucos anos depois naturalizar-se-ia) e lá ter permanecido até o fim de sua vida (1975). Kostitzin também residiu fora da então União Soviética até o fim da sua vida, em 1963. Um e outro, no entanto, diferiam quanto às suas visões políticas, pois Kostitzin teria inclusive participado da revolução de outubro/1917, ao lado dos bolcheviques, enquanto que Dobzhansky era completamente contrário ao sistema político-social lá instalado.

matemática da luta pela vida”, ocorridas em 1930. O contato com outros ecologistas franceses o estimulou a contribuir para a área da ecologia teórica, onde aliás foi figura destacada (Scudo & Ziegler, 1976; Kingsland, 1985). De 1933 a 1938 seu interesse volta-se para problemas de evolução biológica e é neste período que ele produz trabalhos sobre genética de populações. A relevância de tais trabalhos, aparentemente não entendida (ou desconhecida) pelos seus contemporâneos, está no fato de que Kostitzin apresentava um forte viés ecológico na elaboração destes modelos matemáticos. Neste sentido ele poderia ser citado como um dos precursores de uma vertente que só viria a se consolidar em meados dos anos 60, sob o título de *genética ecológica*, onde se destacou inicialmente o britânico Edmund B. Ford no âmbito experimental e do estudo das populações naturais. Após o início dos anos 40 ele volta-se a outros problemas fora da área biológica. Sua morte ocorre no ano de 1963, em Paris.

### 3 GENÉTICA DE POPULAÇÕES E EVOLUÇÃO

Entre os anos de 1934 e 1940, Kostitzin publica uma série de trabalhos sobre genética de populações e evolução, a grande maioria no periódico francês *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*<sup>3</sup>. Em 1937, ele publica o livro *Biologie mathématique*, o qual posteriormente teria uma versão para o inglês publicada em 1939<sup>4</sup>. O capítulo 15 deste livro trata especificamente sobre evolução e seleção natural, apresentando um modelo matemático muito interessante que incluía aspectos ecológicos normalmente tratados pelos ecologistas de populações mas ignorado pelos geneticistas da época.

O livro *Mathematical biology* consta de um Prefácio e mais quinze capítulos. Ao discutir e resumidamente enfatizar a história do uso da matemática na biologia, no primeiro capítulo, Kostitzin o encerra com a frase: “A importante contribuição de J. B. S. Haldane para a teoria matemática da Seleção Natural deve também ser citada” (Kostitzin, 1939, p. 21). A este capítulo segue um outro destacando algumas idéias nas ciências naturais passíveis de abordagem matemática. Do capítulo 3 ao 14, Kostitzin elabora fundamentalmente questões ecológicas, algumas delas de grande interesse nos enunciados sobre seleção natural. Finalmente, o capítulo 15 tem por

---

<sup>3</sup> Alguns desses artigos estão traduzidos para o inglês em Scudo e Ziegler (1978).

<sup>4</sup> Ainda conforme Scudo & Ziegler (1976), tratar-se-ia de uma “rare English translation”. Esta edição foi a utilizada na redação deste artigo.

título, *Evolution* e é nele que encontramos algumas generalizações interesantíssimas sobre seleção natural, a seguir discutidas.

O capítulo abre com uma breve discussão sobre definições de evolução e a relação entre esta e entropia. Diz ele que as definições de evolução até então apresentadas situam-se entre dois extremos: de um lado, estão aquelas que contrapõem evolução com ausência de mudança, portanto evolução como *movimento*. Do outro lado estariam as definições que pressupõe *progresso* na evolução. Se no primeiro caso há um cuidado em preservar a objetividade, no segundo há uma tentativa de pintar o universo “como colorido em rosa, ou preto, de acordo com suas inclinações” (Kostitzin, 1939, p. 224). Para Kostitzin uma abordagem adequada deveria associar à evolução algum significado quantitativo.

Parece-me que ao termo deva ser dada uma definição quantitativa, ao aplicá-lo a todo processo que conduz de um estado provável a outro menos provável, ou que se opõe ao aumento da entropia. (Kostitzin, 1939, p. 224)

Na seqüência ele discute brevemente evolução como um fenômeno local e entropia como um fenômeno universal. Esta última tenderia a um estado mais provável, enquanto que a evolução, como um fenômeno local, poderia ser ascendente ou descendente (*sic*), sendo no primeiro caso, um estado menos provável, mas com probabilidade diferente de zero. Em outras palavras, diz ele, a ocorrência de um estado improvável não é impossível e sua não-ocorrência, muito improvável. Por conseguinte, a evolução deve ser um fenômeno muito raro, extremamente localizado no espaço e no tempo. O raciocínio de Kostitzin segue para a origem da matéria, situando a origem da vida como um elo em uma seqüência de eventos improváveis, porém em consonância com as leis das probabilidades<sup>5</sup>.

O modelo matemático que Kostitzin apresenta na parte final do capítulo 15, tenta responder à questão sobre como agiria a seleção natural sobre grupos pertencendo à mesma espécie e que originam híbridos férteis. A

---

<sup>5</sup> Kostitzin conclui esta parte do texto dizendo que: “Esta escalada não chegou ao fim. Seu último estágio é aquele que vai do aparecimento da vida ao aparecimento da consciência humana” (Kostitzin, 1939, p. 225). Como se pode ver, ele deixa aberta a questão do futuro da evolução. Por outro lado, a conclusão parece ser falaciosa quanto à suposição de que o surgimento da espécie humana representa o ápice da evolução. Deve ser lembrado que a linhagem que conduziu aos humanos ocorreu simultaneamente com a linhagem que originou todos os demais seres atuais e que, concomitantemente com estes, continuamos a evoluir.

indagação pode soar um tanto estranha pelo uso da expressão *híbridos férteis*. Na realidade ele está se referindo a uma população *polimórfica*, constituída por homocigotos e heterocigotos, estes últimos chamados por ele de *híbridos*, o que não era raro na literatura da época (no entanto, o conceito de *polimorfismo* só viria a ser proposto em 1940, por E. B. Ford).

O contexto empírico no qual Kostitzin se baseou foi o de uma população do protista *Didinium nasutum*, predador de outro protista, *Paramecium*, duas espécies utilizadas por Georgii Frantsevitch Gause (1910-1986) nos seus experimentos sobre a ecologia das interações predador-presa<sup>6</sup>. Na situação experimental envolvendo as duas espécies referidas, enquanto há abundância de alimento (*Paramecium*, a presa), *Didinium* apresenta uma única forma morfológica (fenótipo). À medida que escasseia a presa, a população do predador passa a apresentar um outro fenótipo, uma forma menor (anã, na expressão de Kostitzin), em frequência crescente. Embora o mecanismo exato desta transformação não fosse conhecido na época, ele o imagina como consequência da manifestação de um mutante com grande efeito fenotípico, sendo resultado de segregação mendeliana em cruzamento de heterocigotos (“híbridos”):

Por intermédio de um mecanismo que nos escapa atualmente, mas que talvez se relacione com o comportamento dos cromossomos na conjugação, uma mutação gigante pode reaparecer e multiplicar-se. Pode-se supor que sua conjugação com a linhagem anã produza híbridos e que as leis de Mendel determinem o tamanho destes híbridos e da sua descendência pura ou misturada (Kostitzin, 1939, p. 226)

A população como um todo é tratada como tendo um crescimento logístico, sendo composta por dois grupos puros (homocigotos) e um híbrido (heterocigotos). Na tradição iniciada por Alfred Lotka, ele representa este crescimento, para o total da população, como:

$$p' = np - mp - vp^2 - up^2,$$

---

<sup>6</sup> O relato detalhado desses experimentos pode ser encontrado no livro de G. F. Gause (Gause [1934], 1971). Georgii Frantsevitch Gause (1910-1986), biólogo russo, notabilizou-se por estabelecer o *princípio da exclusão competitiva*, segundo o qual, duas espécies diferentes, com as mesmas exigências, não poderiam co-existir indefinidamente no mesmo ambiente. *Didinium* e *Paramecium* eram, há algum tempo atrás, colocados no filo Protozoa, popularmente conhecidos como protozoários (atualmente fazem parte do filo Ciliophora).

onde  $n$ ,  $m$ ,  $u$ , e  $v$  são os coeficientes de mortalidade ( $m$ ,  $u$ ) e natalidade ( $n$ ,  $v$ ), sendo  $p$  a soma dos três tipos de indivíduos:  $p_1$  e  $p_2$ , os puros (homozigotos) e  $p_3$  os híbridos (heterozigotos). Na seqüência, ele trata de atribuir *fatores limitantes* do crescimento que afetam tanto as fêmeas quanto os machos, na forma de decréscimo na natalidade (explicitamente ele deixou de lado fatores que afetam a mortalidade, trabalhando apenas com os efeitos sobre a natalidade). Uma vez estabelecidas as equações que levam em conta estes decréscimos na natalidade para cada sexo e supondo que a descendência dos nove tipos de cruzamentos (corresponde à matriz gerada por três linhas  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$  – machos, por exemplo – e três colunas, fêmeas) seguem os princípios mendelianos de segregação, ele apresenta três equações diferenciais que correspondem ao crescimento para cada uma das formas ( $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$ ) e obtém três conclusões importantes:

- (a) se as condições são desfavoráveis aos híbridos, o grupo dos puros que for mais freqüente sobreviverá; segue-se que um mutante, que necessariamente é raro, terá uma chance muito pequena de sobreviver;
- (b) se as condições são favoráveis aos híbridos, então os três grupos ( $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$ ), podem coexistir e tendem à estabilidade;
- (c) se as condições situam os híbridos como intermediários entre os dois puros, apenas o grupo dos puros com os coeficientes vitais mais favoráveis sobreviverá.

Como se verá adiante, estas conclusões são exatamente as mesmas mencionadas nos modelos tradicionais, anteriores aos de Kostitzin, embora utilizando uma outra metodologia, exclusivamente genética e não ecológica (a ecologia, nestes, aparece como algo colateral, representado pelo “agente” da seleção natural).

Para examinar mais detalhadamente as conclusões do modelo geral, Kostitzin imagina algumas situações particulares, *casos especiais*, na expressão dele próprio. Por exemplo, no primeiro caso especial, ele supõe que os três grupos diferem apenas quanto à mortalidade, sendo a fertilidade igual para todos.

As três conclusões anteriores são confirmadas e uma quarta conclusão aparece, esta sim, completamente ignorada nos modelos que antecederam ao de Kostitzin: a possibilidade de extinção da população, isto é, os três grupos ( $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$ ), tendem a zero! Esta conclusão só foi possível porque ele parte da equação de crescimento populacional e das taxas de mortalidade dos diferentes grupos, ou seja, parte de uma situação ecológica explícita,



particularmente no caso onde as taxas de natalidade das três formas são inferiores às respectivas taxas de mortalidade<sup>7</sup>. Neste sentido, o modelo de Kostitzin é mais robusto do que os de seus antecessores. Além disso, os diferentes coeficientes de mortalidade e natalidade são tratados como grandezas absolutas e não relativas, como foi o caso dos modelos anteriores. Esta diferença de tratamento foi também responsável pela conclusão inédita da possibilidade de extinção ecológica da população.

Um outro ponto importante do modelo é que ele não especifica o tipo de controle genético da característica, referindo-se apenas ao fato de constituírem grupos puros e híbridos. Seria possível, então, inferir-se que as conclusões valeriam para um loco, dois locos e assim por diante? Provavelmente não, pois uma generalização deste tipo envolveria uma série de pressupostos não-realistas. No entanto, como se examinará mais adiante, este é um típico caso onde a interação entre os teóricos poderia conduzir ao estabelecimento de um modelo mais explícito.

O segundo caso especial difere do anterior por manter constantes e iguais para todas as formas as taxas de mortalidade, considerando que apenas a natalidade difira entre as formas. As conclusões deste caso especial apontam para duas possibilidades: em uma delas, o grupo puro mais fértil sobrevive ( $p_1$  ou  $p_2$ ) e na outra, a população se extingue. Não há possibilidade de ocorrer um equilíbrio com a coexistência das três formas. Todavia o modelo pressupõe que os cruzamentos entre híbridos ( $p_3 \times p_3$  ou mesmo entre  $p_1 \times p_2$ ) produzam uma quantidade de descendentes que é a metade daquela produzida pelos cruzamentos entre os puros ( $p_1 \times p_1$  ou  $p_2 \times p_2$ ); os cruzamentos  $p_1 \times p_3$  e  $p_2 \times p_3$  produziriam uma quantidade de prole intermediária entre os anteriores. Relaxando-se estas restrições, as conclusões são similares às do modelo geral.

Encerrando o capítulo 15 de seu livro, Kostitzin apresenta um interessante caso que ele denomina de *seleção indireta*. Aqui, além da coexistência das três formas originais,  $p_1$ ,  $p_2$  (puros) e  $p_3$  (híbridos), ele supõe que o ambiente favorece a forma híbrida; de acordo com o modelo geral, estabelece-se um equilíbrio estável, com todas elas coexistindo. O que aconteceria se no ambiente aparecesse uma outra espécie,  $x$ , que servisse de alimento para a primeira? Ele mostra que a dinâmica do sistema depende apenas da forma híbrida, ou seja, do quanto ela utiliza como recurso alimentar (simboli-

---

<sup>7</sup> Como se verá a seguir, Haldane (1924) descreve verbalmente esta possibilidade, na forma de um argumento intuitivo.

zada por  $l_3$ ) a espécie  $x$ . Se  $l_1$  for a intensidade da utilização do novo recurso pela forma  $p_1$  e  $l_2$  pela forma  $p_2$ , então:

- $l_1 > l_3 < l_2$  implica na sobrevivência da forma que melhor utiliza o novo recurso ( $l_1 > l_2$ , ou  $l_1 < l_2$ )
- $l_1 < l_3 > l_2$  implica em um novo equilíbrio estável (as três formas coexistem)

Este caso é representativo do aparecimento de uma nova espécie em um local e das complexas interações que passam a existir. É interessante salientar que este modelo poderia ser de grande utilidade em casos de monitoramento ambiental, visando estratégias de conservação, um tema da mais alta relevância na atualidade. Uma vez mais, o pioneirismo de Kostitzin fica evidente.

#### 4 A PRODUÇÃO DO TRIO FISHER, HALDANE E WRIGHT

Quem primeiro tratou dos efeitos da seleção natural do ponto de vista quantitativo, foi Ronald Fisher (1922)<sup>8</sup>. Este trabalho tornou-se famoso por empregar, pela primeira vez, um análogo à teoria cinética dos gases para estudar as distribuições de frequência dos genes de uma população. Tendo como título “On the dominance ratio”, o trabalho utilizava a teoria dos processos estocásticos para tratar de um problema genético, um procedimento que mais tarde seria amplamente empregado na genética de populações<sup>9</sup>. Entretanto, antes de discutir este tema, Fisher apresenta um simples modelo matemático determinista, o qual ele chamou de “equilíbrio sob seleção”; ali ele afirma que:

Se a seleção favorece os homozigotos, não será possível um equilíbrio estável e a seleção tenderá a eliminar qualquer que seja o gene que estiver abaixo da sua proporção de equilíbrio; tais fatores, portanto, não serão comumente encontrados na natureza: se, por outro lado, a seleção favorece os

---

<sup>8</sup> Na verdade os primeiros modelos matemáticos da biologia evolutiva que empregavam a idéia de seleção natural foram os de Fritz Muller (1879) e Karl Düsing (1884). O primeiro tratava dos benefícios evolutivos a um par de espécies miméticas não palatáveis e do quanto a espécie mais rara se beneficiava da mais comum; o segundo, tratava da evolução da proporção sexual.

<sup>9</sup> O trabalho de Fisher ficou também conhecido por conter um erro em uma das equações, que levou o autor a concluir, equivocadamente, que a taxa de perda da variação genética, ao acaso, seria de  $1/4N$  por geração ( $N$ , tamanho populacional), quantidade que foi mais tarde corrigida por Sewall Wright para  $1/2N$ .

heterozigotos, há uma condição para um equilíbrio estável, e o fator continuará presente. (Fisher, 1922, p. 324)

Esta é uma conclusão mantida ainda atualmente, nos modelos simples de seleção natural (um loco, dois alelos, coeficientes constantes de seleção). A conclusão de que haveria um polimorfismo estável nas populações, desde que os heterozigotos fossem favorecidos, foi amplamente explorada nos estudos experimentais de Dobzhansky. No entanto, o modelo, se levado ao limite (por exemplo, sendo aplicado a todos os locos de um indivíduo) acarreta uma contradição, que ficou conhecida como “o paradoxo da variação”<sup>10</sup>.

Quando foi publicada a edição francesa do livro de Kostitzin (*Biologie mathématique*, 1937), a qual antecedeu em dois anos a versão inglesa, John Burdon Sanderson Haldane já havia publicado os seus nove artigos sobre “uma teoria matemática da seleção natural e artificial”<sup>11</sup>, bem como seu famoso livro *The causes of evolution* (1932). Este último, aliás, contém um apêndice matemático que resume a sua contribuição até aquele momento. É no primeiro artigo que ele inicia com uma previsão que é também um desejo: “Uma teoria satisfatória da seleção natural deve ser quantitativa” (Haldane, 1924, p. 19). Haldane é extraordinariamente claro ao estabelecer as condições para que se possa entender o papel da seleção natural na mudança das espécies: especificar o modo de herança da característica considerada; especificar o sistema de cruzamento (aleatório, não-aleatório); a intensidade da seleção e sua incidência (se em um só dos sexos ou em ambos) e finalmente a taxa pela qual a proporção de organismos que apresentam a característica estudada, aumenta ou decresce.

O modelo inicial é bastante simples: dois fenótipos (expressão já usada por Haldane, sugerida pelo dinamarquês Wilhelm Ludvig Johanssen alguns anos antes), *A* e *B*, com cruzamentos aleatórios e gerações discretas, isto é, quando termina uma, inicia a seguinte (não há superposição de gerações). Levando em consideração tanto a fertilidade destes fenótipos, quanto a mortalidade, ele demonstra que dependendo do coeficiente de seleção (representado por  $k$ ), um ou outro dos fenótipos desaparecerá da popula-

---

<sup>10</sup> Este paradoxo, bem como a insuficiência dos modelos da genética de populações para explicar fenômenos evolutivos, foi tratada por Richard C. Lewontin no seu excelente livro *The genetic basis of evolutionary change* (1974).

<sup>11</sup> Haldane publicou o primeiro artigo intitulado *A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I*, em 1924 e o último da série (*Part IX*), em 1932.

ção. Após esta conclusão ele alude ao fato de que não fizera qualquer pressuposto sobre o tamanho da população. Se, diz Haldane, o tamanho populacional for limitado pelo ambiente, a população poderá aumentar ou diminuir, podendo inclusive extinguir-se. Essa admirável e breve incursão pela ecologia é toda feita intuitivamente, sem o correspondente tratamento matemático. Na seção do artigo denominada “seleção de um caráter mendeliano simples”, ele vai tratar do que hoje se considera um dos modelos clássicos da genética de populações, ainda que o formalismo que ele utiliza difira do atual. Supondo a existência de dois alelos em um loco e três genótipos, com efeito dominante de um alelo em relação ao outro, ele examina, tanto analítica como graficamente, a cinética deste sistema, mostrando uma tendência ao monomorfismo (dado um certo número de gerações, a população apresentará apenas um tipo de genótipo, homozigoto), tanto no caso de seleção a favor do alelo dominante como no caso onde a seleção favorece o alelo recessivo, destacando que neste último caso, o equilíbrio com eliminação do alelo dominante, dar-se-ia em um número muito maior de gerações.

Do trio ora examinado, Sewall Wright foi o último a publicar um artigo com tratamento matemático para a seleção natural. Ele o fez em 1931, no seu monumental artigo “Evolution in Mendelian populations” (62 páginas!). O texto, no entanto, já estava praticamente pronto cinco anos antes e para a aceitação do mesmo mais 14 meses transcorreram (Provine, 1986). Mais importante ainda, o artigo tratava não apenas dos efeitos da seleção natural, mas também dos demais mecanismos ou causas genéticas propostas para a ocorrência de evolução nas populações naturais: mutação, fluxo gênico e deriva genética. O efeito destes fatores ele analisou cada um separadamente mas também em conjunto, constituindo um modelo que ficou conhecido como a *teoria do equilíbrio deslocante da evolução* (*shifting balance theory of evolution*), uma das contribuições mais importantes para a síntese evolutiva. Esta contribuição consolidou o crédito internacional de Wright junto à comunidade de evolucionistas, ainda que o artigo fosse de difícil compreensão.

Particularmente no que se refere aos efeitos da seleção natural, Wright os examina através da quantidade  $\Delta q$ , isto é, da diferença entre as frequências alélicas em duas gerações sucessivas, o que na época era uma novidade<sup>12</sup>. Referindo-se às contribuições anteriores de Fisher e Haldane, já co-

---

<sup>12</sup> Em artigo de 1937 Wright apresentará, utilizando  $\Delta q$ , uma equação fundamental para a

mentadas brevemente, ele formula uma nova equação para descrever o equilíbrio estável nas frequências dos alelos, justamente no caso onde a seleção natural favorece os heterozigotos<sup>13</sup>. Um aspecto importante é que Wright se dá conta da insuficiência de tal modelo, ao destacar que o coeficiente de seleção em relação a um gene é uma função das frequências de outros genes, em outros locos, e que portanto, o modelo apresentado e apenas uma “primeira aproximação” (*sic*).

## 5 AS RAÍZES DO DESCONHECIMENTO DOS TRABALHOS DE KOSTITZIN

Embora a obra editada por Ernest Mayr e William B. Provine (1980) considerada uma referência sobre o desenvolvimento da síntese evolutiva discuta, na sua parte II, as origens e a repercussão da síntese em diferentes países europeus e dos Estados Unidos, há outros autores que sugerem de que ela tenha sido um fenômeno eminentemente anglo-saxão (Smocovitis, 1992; *idem*, 1994)<sup>14</sup>.

Um país economicamente e culturalmente avançado, como o Japão, apresentava a particularidade de que até os anos 60 e 70 do século XX, apenas a genética de populações representava a síntese. O darwinismo como tal, ou sua vertente contemporânea, figurava como curiosidade histórica. Não havia traduções disponíveis dos livros de Mayr ou Dobzhansky e mesmo de Fisher, enquanto que apenas um livro de Haldane tinha tradução; a biologia evolutiva japonesa era dominada pela Escola de Imanishi, originada por Kinji Imanishi, um ecólogo e antropólogo com idéias muito particulares sobre evolução (detalhes em Sakura, 1998). No entanto, se a observação anterior nos leva a pensar que um autor como Kostitzin tenha pouca probabilidade de ser conhecido em um país como o Japão, o mesmo

---

genética de populações, generalizando para qualquer modelo de seleção. No mesmo artigo ele faz uma segunda generalização, para um número qualquer de alelos em um loco e não apenas dois, como era tradicional.

<sup>13</sup> A expressão de equilíbrio é:  $q = s_a/s_A + s_a$ , onde  $s_A$  e  $s_a$ , são os coeficientes de seleção respectivamente em relação aos alelos  $A$  e  $a$ .

<sup>14</sup> Sob a perspectiva historiográfica, esta posição é bastante criticada por Wolf Reif, Thomas Junker e Uwe Hossfeld, os quais afirmam que “um dos mais lamentáveis vazios do nosso conhecimento sobre a história da Teoria Sintética é o seu caráter internacional. [...] A história da Síntese está escrita sem uma referência às contribuições internacionais (especialmente a contribuição russa e a alemã)” (Reif, Junker & Hossfeld, 2000, pp. 41-42). Ver também, neste sentido, Junker e Hossfeld, 2002.

não se pode deduzir em relação ao eixo Inglaterra – Estados Unidos. Como explicar, então, a total falta de referência às suas publicações nestes dois países? Pelo menos três razões poderiam ser apontadas para isso.

**Barreiras lingüísticas.** O fato de que Kostitzin publicou seus artigos em francês, em periódico francês, poderia ser um obstáculo à sua divulgação. Isto não seria uma novidade, pois outros exemplos da história da biologia recente o confirmam, tal como o citado por David L. Hull (1988), sobre as dificuldades de comunicação e conhecimento mútuo de trabalhos que tinham alguns pesquisadores norte-americanos e o alemão Willi Hennig, proponente da sistemática filogenética. Este só veio a ser amplamente reconhecido após a tradução para o inglês (com acréscimos em relação à edição alemã) da sua obra *Phylogenetic systematics* (1966)<sup>15</sup>. De modo semelhante foi o reconhecimento dos trabalhos do matemático francês Gustave Malécot para a genética de populações: o destaque à sua grande contribuição a esta área só veio com a tradução de sua obra de 1948, *Les mathématiques de l'hérédité*. Porém as barreiras lingüísticas não podem ser invocadas como razões fundamentais para o desconhecimento da obra de Kostitzin, pois, afinal, Dobzhansky, um dos arquitetos mais destacados da síntese, refere-se a mais de 10 obras em francês no seu clássico *Genetics and the origin of species* de 1937. De outra parte, não se pode esquecer que Kostitzin teve traduzido para o inglês o seu livro em 1939. Ora, fica difícil imaginar que ele então passasse despercebido por figuras como Haldane e Fisher; assim, outras razões devem ser procuradas.

**Barreiras ideológicas.** Kostitzin era um marxista, com uma história inclusive de participação na revolução de outubro de 1917 e tendo assumido uma posição política importante durante um certo tempo na União Soviética. Dobzhansky, uma vez mais, pode ser lembrado pela sua posição extremamente crítica ao regime implantado naquela nação; poderia isso ter sido motivo para que ele não mencionasse o livro de Kostitzin, ou qualquer um de seus trabalhos sobre seleção natural, na terceira edição de *Genetics and the origin of species*, de 1951? Afinal, nesta edição, ele cita várias vezes a G. F. Gause, biólogo russo que mais tarde foi importante figura na políti-

---

<sup>15</sup> É importante salientar que uma tradução independente da obra de Hennig apareceu em 1968 na Argentina e publicada pela Editorial Universitária de Buenos Aires (EUDEBA); trata-se de *Elementos de una sistemática filogenética*, cuja tradução deveu-se à iniciativa do biólogo argentino Osvaldo Reig, destacado pelo próprio Hennig.

ca soviética<sup>16</sup>. Por outro lado, Georges Teissier, um dos poucos geneticistas franceses ligados ao movimento da síntese evolutiva, juntamente com Philippe L'Héritier, era também marxista e favorável ao sistema da então União Soviética; isso não o impediu de ter um papel destacado na disseminação da síntese na França, nem de ter convidado Sewall Wright a publicar um artigo em um periódico francês. Isto de fato ocorreu, em 1939 com a publicação de um longo artigo, pouco divulgado, apresentando de forma simplificada, a teoria da evolução do equilíbrio deslocante (“*shifting balance theory of evolution*”) (Provine, 1986). De certo modo enfraquecendo o argumento das barreiras ideológicas está também o fato de que J. B. S. Haldane foi membro do Partido Comunista Inglês, nos anos 30 e que portanto poderia ser favorável a Kostitzin, de modo especial após a versão inglesa de *Biologie mathématique*, em 1939. Mas o que dizer de Gustave Malécot, já mencionado, que publicou de 1937 a 1939, cinco artigos no *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, sem mencionar Kostitzin? Recorde-se que durante aquele período, no mesmo periódico, Kostitzin publicou também cinco artigos importantes tratando do problema da seleção natural; além disso, é difícil imaginar que Malécot não conhecesse a obra *Biologie mathématique*, originalmente publicada em 1937. Um fato interessante, que se liga às barreiras ideológicas ora discutidas, foi mencionado por Bryan Epperson, geneticista de populações da Universidade de Michigan, que conviveu com Malécot, o qual teria comentado que “muitos dos darwinistas franceses eram comunistas e mesmo stalinistas” (Epperson, 1999, p. 477). Questionado, em correspondência eletrônica, Epperson confirmou tal fato: “Malécot disse muitas vezes que os darwinistas parisienses somente desejavam fazer contato com russos comunistas”<sup>17</sup>.

**Barreiras epistemológicas.** O que representou a originalidade nos trabalhos de Kostitzin, o fato de trabalhar com fenótipos em uma população mendeliana e seus respectivos crescimentos quanto ao número de indivíduos, talvez tenha sido o grande obstáculo para que ele viesse a ser entendido ou mesmo citado pelos arquitetos da síntese, particularmente o trio Fisher, Haldane e Wright. Estes utilizaram fundamentalmente em seus

---

<sup>16</sup> Infelizmente não disponho da edição de 1941 para confirmar se Gause foi também citado na mesma. Em relação a Kostitzin, considero que dificilmente poderia ser citado por Dobzhansky na primeira edição de *Genetics and the origin of species*, pois este livro e *Biologie mathématique* foram publicados no mesmo ano, 1937.

<sup>17</sup> Comunicação pessoal de Bryan Epperson, mensagem eletrônica de 24/05/2007.

modelos matemáticos parâmetros como frequências gênicas, genotípicas e valor adaptativo médio da população, portanto, em outro nível epistemológico. Estes foram considerados de um modo geral por todos os arquitetos da síntese como as variáveis mais importantes para caracterizar a evolução biológica. Fenótipos seriam importantes na medida em que corresponderem à base genética; de que outra maneira poderíamos interpretar a afirmação de que: “[...] as regras da variação geográfica discutidas acima pertencem a mudanças genéticas e não *meramente* [itálico meu] a modificações fenotípicas [...]” (Dobzhansky [1937], 1982, p. 169). Além disso, Kostitzin enfatizava as relações ecológicas entre indivíduos de uma população e também em relação à outras espécies presentes na mesma área; a abordagem ecológica, que na base era fenotípica, destoava da ênfase genética. Uma crítica análoga a esta foi feita por Niles Eldredge, ao dizer que tanto genes, como organismos, demes, espécies, foram explicitamente considerados nas abordagens da síntese e que, ao contrário, as entidades ecológicas não foram sequer consideradas. Devido a isso ele propôs uma “ontologia revisada”, consistindo de uma abordagem hierárquica da evolução, com dois grandes níveis, o genealógico (genético) e o ecológico (Eldredge, 1985, p. 7).

Finalmente, há que considerar a proposta de Hull (1988), segundo a qual, a comunidade de cientistas se comportaria como a comunidade de qualquer outro organismo: há competição, mas também há cooperação. Deve-se pensar, diz ele, que algo como uma aptidão inclusiva (*inclusive fitness*) e uma estrutura dêmica poderiam se aplicar às relações profissionais entre os cientistas:

Os cientistas têm uma irmandade conceitual – aqueles cientistas que compartilham idéias que são idênticas por descendência. Parte da cooperação que existe em ciência é similar à seleção de parentesco. Por exemplo, nos primórdios do que viria a ser chamado de taxonomia numérica (ou fenética), Sokal foi co-autor de trabalhos com Michener, Camin, Rohlf e Sneath. Durante aproximadamente a primeira dezena de anos, as relações profissionais entre esses cientistas eram tão próximas que a transmissão das contribuições deles podem ser vistas como exibindo o mesmo tipo de estrutura que a seleção de parentesco. (Hull, 1988, p. 435)<sup>18</sup>

---

<sup>18</sup> A expressão *inclusive fitness*, traduzida como *aptidão inclusiva*, foi proposta por William Hamilton para designar uma forma de aptidão evolutiva diferente da tradicional *aptidão darwiniana*, medida pelo sucesso reprodutivo de um indivíduo. A aptidão inclusiva refere-se



Pode-se concluir, portanto, que a partir das noções de frequência gênica, genotípica, valor adaptativo médio de uma população e outros utilizados na estrutura da teoria sintética da evolução, ter-se-iam formado demes culturais onde embora houvesse competição (por exemplo, na forma de número de publicações e por poder de influência, dentre outros), havia também cooperação (uma forma de altruísmo) e, uma vez mais tomando como possibilidade, o fato de um indivíduo deste deme não publicar em determinado período, mas outro “parente” publicar mais do que sua média habitual, seria igualmente importante para a disseminação de certas idéias compartilhadas. A analogia pode ser criticada, naturalmente, mas ela é bastante interessante como ponto de partida para uma discussão do por que certas idéias persistem por longo tempo em uma comunidade de cientistas. Que estes se agrupam em “famílias” é uma concepção corrente e que pode ser ilustrada com Alfred H. Sturtevant, um dos grandes geneticistas do grupo de Morgan. Sturtevant publicou em 1966 o livro *A history of genetics*, o qual contém dois apêndices: no B, ele apresenta várias “genealogias intelectuais” (*sic*), cadeias de influências intelectuais.

Desta forma, podemos admitir que Kostitzin pertencia a uma família muito diferente em sua visão da realidade biológica daquela formada por Fisher, Haldane, Wright, Dobzhansky, por exemplo. Esta disseminou com grande eficiência os seus “genes”, ou mais precisamente, seus *memes*, para usar a expressão criada por Richard Dawkins, no seu clássico *O gene egoísta*. Todavia, os genes (memes) da família de Kostitzin não se extinguíram; parecem até estar aumentando de frequência.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DAWKINS, Richard. *O gene egoísta*. São Paulo: Itatiaia; Edusp, 1979.
- DIETRICH, Michael R. From Mendel to molecules: a brief history of evolutionary genetics. Pp. 3-13, *in*: FOX, Charles W.; WOLF, Jason B.

---

à transmissão de genes, não pela via direta da reprodução, mas por intermédio de parentes biológicos, a quem um indivíduo auxiliou e que assim produziu mais descendentes do que produziria sem auxílio. Como a probabilidade de que parentes biológicos possuam genes em comum, devido a terem ancestrais comuns, os genes passariam à geração seguinte, mesmo na ausência de reprodução do indivíduo que efetuou o auxílio (o conceito se aplica particularmente ao altruísmo e sua evolução). O tipo de seleção indireta envolvida neste processo, foi chamada de *seleção de parentesco* (*kin selection*).

- (eds.). *Evolutionary genetics – concepts and case studies*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- DOBZHANSKY, Theodosius. *Genetics and the origin of species* [1937]. Columbia: Columbia University Press, 1982. (The Columbia Classics in Evolution Series)
- DÜSING, Karl. *Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1884.
- ELDREDGE, Niles. *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford: Oxford University Press, 1985.
- EPPERSON, Bryan. Gustave Malécot, 1911-1998: population genetics founding father. *Genetics* **152**: 477-484, 1999.
- FISHER, Ronald A. On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* **42**: 321-341, 1922. Reprodução, pp. 165-185, in: JAMESON, David L. (ed.). *Evolutionary genetics*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1977. (Benchmark Papers in Genetics, 8)
- GAUSE, Gergii Frantsevich. *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins Co., 1934. Reedição, New York: Dover, 1971.
- HALDANE, John Burdon Sanderson. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* **23**: 19-41, 1924.
- . *The causes of evolution*. Cornell: Cornell University Press, 1966.
- HENNIG, Willi. *Phylogenetic systematics*. Illinois: University of Illinois Press, 1966.
- HULL, David L. *Science as a process*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- JAMESON, David L. (ed.). *Evolutionary genetics*. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, 1977. (Benchmark Papers in Genetics, 8)
- JORON, Mathieu; MALLET, James L. B. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends in Ecology and Evolution* **13** (11): 461-466, 1999.
- JUNKER, Thomas; HOSSFELD, Uwe. The architects of the evolutionary synthesis in national socialist Germany: science and politics. *Biology and Philosophy* **17** (2): 223-249, 2002.
- KINGSLAND, Sharon E. *Modeling nature. Episodes in the history of population ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1985.
- KOSTITZIN, Vladimir A. *Mathematical biology*. London: George G. Harrap & Company Ltd., 1939.
- LAND, Barbara. *Oral history memoir*. New York: Columbia University, 1962.
- LAPENIS, Andrei G. Directed evolution of the biosphere: biogeochemical selection or Gaia? *The Professional Geographer* **54** (3): 379-391, 2002.

- LEWONTIN, Richard C. *The genetic basis of evolutionary change*. New York: Columbia University Press, 1974.
- MALÉCOT, Gustave. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson e Cie. Paris, 1948.
- . *The mathematics of heredity*. Trad. Demetrios M. Yermanos. San Francisco: W. H. Freeman, 1969.
- MAYR, Ernst; PROVINE, William. B. *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1980.
- MÜLLER, Fritz. *Ithuna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies*. *Transactions of the Entomological Society of London*, **16**: xx-xxix, 1879.
- PROVINE, William. B. *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1986.
- . Progress in evolution and meaning of life. Pp. 49-74, in: NITECKI, MATTHEW H. (ed.). *Evolutionary progress*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- REIF, Wolf; JUNKER, Thomas; HOSSFELD, Uwe. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theory in Biosciences* **119**: 41-91, 2000.
- SAKURA, Osamu. Similarities and varieties: a brief sketch on the reception of Darwinism and Sociobiology in Japan. *Biology and Philosophy* **13** : 341-357, 1998.
- SARKAR, Sahotra. The founders of theoretical evolutionary genetics: Editor's introduction. Pp. 1-22, in: SARKAR, Sahotra (ed.). *The founders of evolutionary genetics – a centenary reappraisal*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992.
- . Evolutionary theory in the 1920s: the nature of the “synthesis”. *Philosophy of Science* **71** : 1215-1226, 2004.
- SCUDO, Francesco M.; ZIEGLER, James R. Vladimir Aleksandrovich Kostitzin and theoretical ecology. *Theoretical Population Biology*, **10**: 395-412, 1976.
- . *The golden age of theoretical ecology: 1923-1940*. Berlin: Springer-Verlag, 1978. (Lecture notes in biomathematics)
- SEGER, Jon; STUBBLEFIELD, J. William. Models of sex ratio evolution. Pp. 2-25, in: HARDY, Ian C. W. (ed.). *Sex ratios – concepts and research methods*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- SMOCOVITIS, Vassiliki B. Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology* **25** (1): 1-65, 1992.

- . Organizing evolution: founding the Society for the Study of Evolution (1939-1950). *Journal of the History of Biology* **27** (2): 241-309, 1994.
- . *Unifying biology – the evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton: Princeton University Press, 1996.
- STURTEVANT, Alfred H. *A history of genetics*. New York: Harper International Edition, 1966.
- WRIGHT, Sewall. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16** (2): 97-159, 1931. Reproduzido no cap. 11, *in*: WRIGHT, Sewall. *Evolution. Selected papers*. Editado por William Provine. Chicago: The University of Chicago Press, 1986.
- . The distribution of gene frequencies in populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **23** (6): 307-320, 1937. Reproduzido no cap. 18, *in*: WRIGHT, Sewall. *Evolution. Selected papers*. Editado por William Provine. Chicago: The University of Chicago Press, 1986.
- . *Statistical genetics in relation to evolution*. (Actualités Scientifiques et Industrielles, 802: Exposés de Biométrie et de la Statistique Biologique XIII). Paris: Hermann & Cie, 1939. Reproduzido no cap. 23, *in*: WRIGHT, Sewall. *Evolution. Selected papers*. Editado por William Provine. Chicago: The University of Chicago Press, 1986.