

August Weismann, Charles Brown-Séquard e a controvérsia sobre herança de caracteres adquiridos no final do século XIX

Roberto de Andrade Martins *

Resumo: Atribui-se geralmente a August Weismann (1834-1914) a derrubada da crença na herança de caracteres adquiridos, no final do século XIX. Weismann apresentou uma concepção teórica sobre a separação entre os tecidos germinativos e os somáticos, que era um argumento contra qualquer mecanismo de herança de caracteres adquiridos. Por outro lado, realizou experimentos com camundongos, que não mostraram qualquer efeito hereditário de mutilações da cauda. No entanto, sua teoria foi criticada na época e havia evidências experimentais favoráveis à herança de caracteres adquiridos acidentalmente, que haviam sido publicadas por Charles Édouard Brown-Séquard (1817-1894). Weismann tentou desqualificar essa evidência, mas alguns de seus argumentos foram respondidos por Brown-Séquard e por outros defensores da herança de caracteres adquiridos – tanto através de experimentos, como de análises teóricas. Este artigo analisa o trabalho de Weismann e sua controvérsia com Brown-Séquard. Conclui-se que Weismann não foi capaz de refutar a herança de caracteres adquiridos.

Palavras-chave: Weismann, August; Brown-Séquard, Charles Édouard; hereditariedade de caracteres adquiridos; história da biologia; história da genética; história da evolução

August Weismann, Charles Brown-Séquard and the controversy concerning the inheritance of acquired characters in the late 19th century

Abstract: August Weismann (1834-1914) is generally regarded as the responsible for the rejection of the belief in the inheritance of acquired characters, in the late 19th century. Weismann proposed a theoretical view of the separation between germ and soma tissues that was a strong argument against any hypothetical mechanism of inheritance of acquired characters. He also made experiments with mice that did not show any hereditary effect of tail mutilation. However, his theory was criticized at the

* Grupo de História e Teoria da Ciência (GHTC); Instituto de Física “Gleb Wataghin” (IFGW), Universidade Estadual de Campinas (Unicamp). Caixa Postal 6059, 13083-970 Campinas, SP, Brasil. E-mail: Rmartins@if.unicamp.br

time, and there was experimental evidence for the inheritance of accidentally acquired characters which had been published by Charles Édouard Brown-Séquard (1817-1894). Weismann attempted to disqualify that evidence, but some of his arguments were answered by Brown-Séquard and other supporters of the inheritance of acquired characters – both by experiment and theoretical analysis. This paper analyzes Weismann's contribution and his controversy with Brown-Séquard, concluding that Weismann was unable to refute the inheritance of acquired characters.

Key-words: Weismann, August; Brown-Séquard, Charles Édouard; inheritance of acquired characters; history of biology; history of genetics; history of evolution

1 INTRODUÇÃO

Atribui-se geralmente a August Weismann (1834-1914) a derrubada da crença na herança de caracteres adquiridos, no final do século XIX. Weismann desenvolveu estudos teóricos e também experimentos em que cortava caudas de camundongos durante várias gerações, e concluiu que as características adquiridas durante a vida de um indivíduo não podiam ser transmitidas aos descendentes. Um equívoco bastante comum é o de supor que Weismann estava testando as idéias de Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829); e também afirmar que seus trabalhos *refutaram* a concepção de herança de caracteres adquiridos.

Para uma pessoa de hoje, que não esteja bem informada sobre a situação do final do século XIX, pode parecer que bastava um experimento (como o de Weismann) para que a idéia de herança de caracteres adquiridos fosse abandonada. No entanto, naquela época havia fortes evidências favoráveis à herança de caracteres adquiridos acidentalmente, que haviam sido publicadas pelo fisiologista Charles Édouard Brown-Séquard (1817-1894). Embora tenham sido praticamente esquecidos, esses experimentos eram considerados de grande importância por Charles Darwin e outros autores da época.

Este trabalho, que complementa um artigo publicado anteriormente (Martins, 2008), estuda as contribuições de Weismann a respeito da herança de caracteres adquiridos, o significado e alcance de seu experimento com camundongos e seu debate com Brown-Séquard.

2 AUGUST WEISMANN

August Friedrich Leopold Weismann nasceu em Frankfurt, em 1834. Durante sua infância e adolescência ele se dedicou muito ao

estudo de borboletas e lagartas e, depois, de besouros e plantas¹. Seus amigos pensavam que ele iria se tornar um botânico, e chegou também a se interessar pela química, sendo, no entanto, desestimulado por Friedrich Köhler, que era amigo da família. Apesar de sua tendência para a pesquisa científica, aconselhado por Köhler e por seu pai, resolveu dedicar-se à medicina, que poderia lhe proporcionar melhores resultados financeiros (Poulton, 1917, p. xxviii; Robinson, 1981, p. 233).



Fig. 1. August Friedrich Leopold Weismann (1834-1914)

Cursou medicina de 1852 a 1856, e então trabalhou por um ano como assistente no hospital de Rostock; depois, por mais um ano, como assistente do químico Franz Schulze na mesma cidade. Em 1858 começou a clinicar, em Frankfurt, dedicando o tempo livre a pesquisas sobre histologia. Em 1859 entrou no exército alemão como

¹ As principais fontes de informação biográfica sobre Weismann utilizadas neste artigo foram Conklin, 1915; Poulton, 1917; e Robinson, 1981.

cirurgião, tendo servido na Itália. Tornou-se depois (durante 2 anos) médico particular do arquiduque Stephan da Áustria, e fez viagens de estudos para se dedicar à história natural. Sua primeira grande pesquisa, sobre desenvolvimento e metamorfose dos insetos, foi concluída nesse período (Poulton, 1917, p. xxviii).

Weismann nunca havia ouvido falar sobre idéias evolucionistas antes de ler a obra de Darwin. Ele próprio contou que em 1861 leu a *Origem das espécies*, Darwin, que tinha sido lançada em 1859 e traduzida para o alemão no ano seguinte. Leu sem conseguir parar e, ao terminar o livro, estava convencido da teoria da evolução (Conklin, 1915, p. v). Nos anos seguintes passou a defendê-la em suas aulas, em discursos e artigos.

Retornou aos seus estudos histológicos com Rudolph Leuckart em Giessen, e envolveu-se cada vez mais com essa disciplina e resolveu abandonar a medicina e seguir uma carreira acadêmica. Depois de completar uma tese sobre a metamorfose dos insetos em 1863, tornou-se se *privat-docent* da universidade de Freiburg-im-Breisgau (Churchill, 1968, p. 91; Conklin, 1915, p. iii). Começou a lecionar na Faculdade de Medicina desta universidade, ensinando zoologia e anatomia comparada (Poulton, 1917, p. xxviii). Lá permaneceu o resto de sua vida, conquistando gradualmente posições mais elevadas.

A primeira palestra de Weismann nessa universidade, em 1863, teve o título: “Sobre a justificação da teoria de Darwin”, tendo sido depois publicada sob forma de um pequeno livro, em 1868. Foi um dos primeiros a defender a teoria da evolução na Alemanha. Apenas Fritz Müller e Ernst Häckel publicaram trabalhos a favor de Darwin antes dele (Conklin, 1915, p. v).

No verão de 1864 Weismann começou a ter problemas de visão, por forçar-se demais ao microscópio. O problema foi se agravando, impedindo suas pesquisas. Ele obteve um afastamento da universidade de 1869 a 1871, tendo melhorado aos poucos e reiniciado depois suas aulas. Em 1874 retornou às suas pesquisas com microscópio. Porém, após mais dez anos seu olho esquerdo ficou inutilizado (Poulton, 1917, p. xxix). Foi muito auxiliado por sua esposa, Marie Dorothea Gruber, que lia para ele, além de auxiliá-lo também no seu trabalho teórico e experimental (Conklin, 1915, p. iv). Seus estudantes e assistentes o ajudaram também no trabalho observacional e experimental.

Por causa das limitações de visão, dedicou-se muito mais a estudos teóricos. Em 1875 publicou o primeiro volume dos seus *Estudos sobre a teoria da descendência*, onde estudou o dimorfismo sazonal das borboletas e questões de hereditariedade e evolução. A obra foi traduzida para o inglês e publicada com prefácio de Darwin em 1882.

Os primeiros trabalhos de Weismann sobre hereditariedade são de 1883. Em 1889 e 1892 foram publicadas as traduções para o inglês de dois volumes contendo alguns de seus ensaios sobre o assunto, desencadeando reações positivas e negativas no Reino Unido.

Weismann foi se envolvendo cada vez mais com questões relacionadas com a hereditariedade. Os mecanismos de hereditariedade e a questão da herança de caracteres adquiridos eram centrais nas discussões a respeito da teoria da evolução, na época.

Costuma-se considerar que Weismann foi um dos mais importantes críticos da idéia de herança de caracteres adquiridos, no final do século XIX – o que é correto. Costuma-se dizer que ele *provou* que não existe a herança de caracteres adquiridos – o que é incorreto, como veremos.

3 HERANÇA DE CARACTERES ADQUIRIDOS

Charles Darwin, em 1859, havia admitido que a evolução das espécies podia ser causada por vários fatores, incluindo a herança de caracteres adquiridos, dando exemplos de animais domésticos. Considerava, por exemplo, que as orelhas caídas dos cães, porcos e outros animais domésticos eram devidas ao desuso e que o desenvolvimento dos úberes das vacas havia sido causado pelo uso. Posteriormente, Darwin publicou a obra *Variation of animals and plants under domestication*, na qual deu um grande número de exemplos de mudanças que atribuiu a essa causa. Essa concepção, erroneamente denominada “lamarckismo”, era comum na época, e muito anterior a Lamarck².

Ernst Hæckel, um dos grandes defensores de Darwin na Alemanha, descreveu em sua obra *Generelle Morphologie der Organismen*, de

² Ver a esse respeito Martins, 2007, cap. 5 e Martins, 1997. Zirkle (1946) apresenta uma descrição histórica da idéia de herança de caracteres adquiridos, desde a Antiguidade até o século XIX.

1866, uma teoria da hereditariedade que aceitava a existência da herança de caracteres adquiridos. Segundo ele, há dois tipos de herança, a *conservativa* (que transmite as características herdadas dos antepassados) e a *progressiva* (que transmite as características adquiridas por adaptação durante a vida do indivíduo). Esse segundo tipo seria, segundo Häckel, de enorme importância no caso dos animais e plantas domésticos, e teria também grande influência na evolução das espécies (Häckel, 1866, vol. 2, pp. 176-180; cf. Stubbe, 1972, pp. 184-185).

Na Inglaterra, Herbert Spencer (que influenciou Darwin em vários aspectos) propôs em seu livro *Principles of biology* (1864-1867) um mecanismo microscópico para explicar a hereditariedade (e a herança de caracteres adquiridos), através daquilo que denominou “unidades fisiológicas” (Castañeda, 1995). Essa teoria procurava não apenas explicar a hereditariedade, mas também a regeneração e a variabilidade dos organismos.

Darwin, em 1868, publicou a obra *Variation of animals and plants under domestication* onde apresentou sua *hipótese da pangênese* que procurava explicar (entre outras coisas) a herança de caracteres adquiridos.

Muitos exemplos de transmissão de hábitos adquiridos por animais eram apresentados, na época, como herança de caracteres adquiridos (Elliot, 1892, pp. 96-101); e a principal autoridade da época sobre psicologia animal, Conwy Lloyd Morgan, aceitava a ocorrência desse tipo de fenômeno (*ibid.*, pp. 101-102). Moritz Wagner citava casos de herança de caracteres adquiridos de espécies que se modificavam ao serem levadas de um ambiente para outro; e vários estudos paleontológicos sugeriam fortemente que a evolução biológica era influenciada não apenas pela seleção natural, mas também pela herança de caracteres modificados pelo uso e desuso, como alguns casos estudados por Henry Fairfield Osborn (*ibid.*, pp. 102-103).

De um modo geral, os evolucionistas desse período aceitavam tal processo e o consideravam de grande relevância na transformação dos seres vivos.

4 CRÍTICA À HERANÇA DE CARACTERES ADQUIRIDOS

Embora a opinião geral fosse favorável à herança de caracteres adquiridos, as idéias de Darwin a esse respeito foram criticadas por

vários autores. Francis Galton (1822-1911) criticou a hipótese da pangênese, fazendo experimentos com coelhos que não deram os resultados previstos pela teoria. Em 1872 Galton propôs que a substância hereditária se transmite dos progenitores aos descendentes sem sofrer alterações e em 1875 afirmou que a hipótese de herança de caracteres adquiridos incluía “muitas evidências questionáveis, geralmente de difícil verificação” (cf. Detlefsen, 1925).

Wilhelm His (1831-1904), estudando o processo de fecundação do óvulo pelo espermatozóide, defendeu em 1874 a idéia de que os gametas transmitem os caracteres hereditários e que eles não sofrem influências durante a vida dos progenitores, não podendo transmitir qualquer tipo de caráter adquirido. Ele parece ter sido o primeiro crítico radical daquilo que Ernst Mayr chamou de “*soft inheritance*” – a herança de caracteres modificáveis por influências sofridas durante a vida do indivíduo (Churchill, 1968, pp. 102-103).

O zoólogo Gustav Jäger (1832-1917) defendeu idéias semelhantes em 1876, negando a possibilidade da herança de caracteres adquiridos. Ele defendeu a hipótese da “continuidade do protoplasma germinativo”. Supôs que o protoplasma germinal mantém suas propriedades específicas de geração para geração, dividindo-se em cada fenômeno de reprodução em uma porção ontogenética (a partir da qual o indivíduo é construído) e uma porção filogenética (que é reservada para formar o material reprodutivo nos descendentes).

Talvez sem conhecer esses precedentes³, Weismann desenvolveu idéias semelhantes, divulgadas pela primeira vez em 1883 (após a morte de Darwin, que ocorreu em 1882). Baseando-se em estudos citológicos da época, Weismann propôs uma teoria detalhada sobre a constituição do material hereditário no núcleo celular e sobre seu comportamento nos processos de divisão e diferenciação. O trabalho de Weismann sobre hereditariedade e sobre o “plasma germinativo” era essencialmente teórico (e em parte bastante especulativo). Ele não foi o primeiro a conceber a continuidade da substância responsável

³ Muitas das idéias principais de Weismann sobre hereditariedade já haviam sido apresentadas dez anos antes por Francis Galton e também, como o próprio Weismann admitiu, por Gustav Jäger, August. Rauber e Moritz Nussbaum (Romanes, 1896, p. ix).

pela hereditariedade. Francis Galton e Gustav Jäger o anteciparam, mas foi Weismann quem lidou com suas implicações e trouxe a discussão dessa idéia para a frente de batalha (Stubbe, 1972, p. 256).

A idéia central de Weismann sobre hereditariedade é que existe um “plasma germinativo” (que, inicialmente ele considerava como sendo as células germinativas e, depois, passou a considerar como uma parte dos núcleos dessas células – a cromatina) que transporta os fatores hereditários de geração para geração. Esse plasma germinativo seria contínuo e imortal, em certo sentido, recuando das gerações presentes até as primeiras gerações de seres vivos, sendo quase perfeitamente estável (não mudando, a não ser por misturas ocorridas na reprodução sexual e, excepcionalmente, em outras situações) e ficaria completamente separado do “plasma somático” que constitui o restante do organismo. Essa separação entre os dois tipos de plasma impediria que as modificações adquiridas por um animal ou planta durante sua existência fossem transmitidas aos seus descendentes.

Depois de se convencer teoricamente de que não poderia existir herança de caracteres adquiridos, Weismann executou um experimento (em 1889), cortando a cauda de camundongos, ao longo de várias gerações, para ver se os descendentes ficavam com caudas menores. Não notou nenhuma mudança herdada. Mais adiante veremos detalhes desse estudo.

A partir de 1892 Weismann passou a defender que o *único* mecanismo que atuava na evolução das espécies era a seleção. Alfred Russel Wallace (1823-1913) também defendeu a mesma idéia, na mesma época. Essa abordagem foi chamada de “neo-darwinismo”, por George John Romanes⁴, que comentou:

Assim, resumidamente, na época da morte do Sr. Darwin, a situação era esta: enquanto o Sr. Wallace mantinha persistentemente sua crença original na seleção natural como praticamente a única causa da evolução orgânica, todo o corpo da opinião científica, tanto neste país quanto no exterior, havia seguido o Sr. Darwin sustentando que,

⁴ Ver informações sobre Romanes e sua contribuição à teoria da evolução em Martins, 2006.

embora a seleção natural fosse “o principal” fator de tal evolução, no entanto ela era grandemente suplementada em seu trabalho por certos outros fatores subordinados, dos quais os mais importantes eram considerados os efeitos herdados do uso e do desuso, juntamente com a influência do meio produzindo diretamente alterações tanto na estrutura quanto no instinto.

Logo depois da morte do Sr. Darwin, no entanto, esse estado de coisas sofreu uma mudança muito séria. Pois foi pouco depois da morte do Sr. Darwin que o professor Weismann começou a publicar uma notável série de trabalhos, cujo efeito foi criar uma nova literatura de proporções tão grandes e crescendo tão rapidamente que, com a única exceção dos próprios trabalhos do Sr. Darwin, parece que nenhuma outra publicação em tempos modernos produziu tanto estímulo à ciência especulativa, ou teve sucesso em obter uma influência tão grande. (Romanes, 1889, p. 151)

Os trabalhos de Weismann desencadearam fortes discussões, envolvendo tanto pesquisadores que aderiram às suas idéias como os que as criticavam.

Este trabalho de Weismann [sobre herança de caracteres adquiridos] suscitou uma tremenda quantidade de discussões e uma quantidade relativamente pequena de observações diretas e experimentos; durante vários anos parecia que não se estava progredindo para a solução dessa importante questão, tão importante, não apenas para o biólogo mas também para o criador prático e, de fato, para a raça humana. (Conklin, 1915, p. ix)

Na Alemanha, a idéia de Weismann de que os caracteres adquiridos não são herdados foi apoiada por Kölliker, His, Pflüger, Ziegler e De Vries, mas foi criticada fortemente por Virchow, Eimer, Häckel, Hertwig, Hofer, Pully, Boveri e outros, que defenderam a transmissão de caracteres adquiridos (Osborn, 1892, p. 538).

Um dos principais evolucionistas britânicos que defendia a importância de se levar em conta a herança de caracteres adquiridos para explicar os fenômenos de evolução era Herbert Spencer (1820-1903). Ele criticou fortemente as idéias de Weismann, seguindo-se então uma importante controvérsia entre eles, nos anos de 1893 e 1894 (Martins, 2004; Martins, 2010).

5 SEPARAÇÃO ENTRE PLASMA GERMINATIVO E SOMÁTICO

As concepções fisiológicas de Weismann foram criticadas por diversos pesquisadores. O suposto isolamento das células germinativas em relação às células somáticas foi fortemente criticado por vários autores, como Sidney H. Vines e William Turner (Osborn, 1891, p. 215). Eles mostraram que nos metazoários inferiores e em alguns vegetais superiores, o plasma germinativo está difundido em todo o organismo, e assim está associado ao soma.

Em uma famosa conferência apresentada na reunião da *British Association for the Advancement of Science*, em 1889, Sir William Turner criticou a idéia de que o plasma germinativo estivesse tão isolado das células do corpo que ficasse livre de suas influências ou que não pudesse ser afetado pelo seu meio. Analisando a embriologia de vários animais superiores, ele mostrou que os primeiros indícios de formação dos órgãos reprodutivos ocorriam depois da diferenciação de outros tecidos, e comentou:

Se o germe-plasma, desde a primeira etapa de desenvolvimento de cada organismo, estivesse completamente isolado das células a partir das quais todas as outras células do corpo são produzidas, seria possível conceber sua transmissão de geração para geração, sem ser afetado pelo que o cerca. Mas como em cada indivíduo há um estágio de difusão que precede o de diferenciação no aparelho reprodutivo especial, segue-se que as condições que protegeriam o germe-plasma e as células somáticas de interação mútua não são obedecidas. (Turner, 1890, p. 287)

Eduard Strasburger criticou Weismann, apontando o exemplo da begônia que pode se reproduzir através de uma folha e que, depois, produz flores e sementes, o que indicaria que o germe-plasma está presente nas folhas. Weismann admitiu que todos os núcleos somáticos poderiam conter uma fração minúscula de germe-plasma não modificado, mas considerou a begônia como uma exceção, dizendo: “Ninguém jamais fez uma árvore crescer a partir da folha do limoeiro ou do carvalho, ou uma planta que floresça a partir de uma folha da tulipa”, ao que um outro botânico da época retrucou:

O que Weismann quer mostrar é que a begônia é uma exceção em relação às outras plantas, por permitir a propagação a partir de cortes de uma folha, embora ele devesse saber que centenas de plantas podem ser multiplicadas desse modo e que – o que equivale à mesma coisa – todas as plantas podem se propagar através de partes não sexuais, como galhos ou raízes. (Bailey, 1894, p. 671)⁵

George Henslow também indicou que, no caso das plantas, os órgãos sexuais estão expostos na superfície (nas flores) e não protegidos, como na maioria dos animais; e que o contato com o ambiente poderia modificar o plasma germinativo (Bailey, 1894, p. 673).

Nem sempre Weismann discutiu de forma adequada as evidências que lhe eram apresentadas, e foi muito criticado por isso. Assumindo desde o início que não podia existir a herança de caracteres adquiridos, ele simplesmente reinterpreta qualquer fato que pudesse ser apresentado a favor dessa idéia:

Mas talvez o exemplo mais notável desse tipo de lógica neodarwiniana tenha sido produzido por Weismann quando ele foi muito pressionado por Hoffmann, que supôs ter provado a hereditariedade de certos caracteres adquiridos em papoulas. Weismann diz: “Como os caracteres de que Hoffmann fala são hereditários, o termo [caracteres adquiridos] não pode ser aplicado corretamente a eles” – mostrando assim que sua concepção fundamental de um caráter adquirido é de um que não pode ser transmitido! (Bailey, 1894, p. 676)

Devemos ter em mente que as idéias de Weismann foram mudando com o tempo. Sua primeira proposta tinha muitos pontos fracos e ele precisou ir alterando e corrigindo seus pressupostos (Romanes, 1896). Devemos também nos lembrar de que a teoria de Weismann *não era equivalente* à teoria cromossômica da hereditariedade que foi posteriormente aceita. Não podemos, no entanto, aprofundar aqui esses pontos. Vamos nos concentrar em um aspecto especial da contribuição de Weismann: a discussão sobre se a herança de caracteres hereditários existe de fato, ou não.

⁵ É possível, por exemplo, reproduzir um salgueiro inteiro a partir de um pedaço de seu caule (Osborn, 1892, p. 559).

6 BROWN-SÉQUARD E A HERANÇA DE CARACTERES ADQUIRIDOS

Como já foi informado, em 1883, August Weismann publicou um primeiro trabalho defendendo suas idéias a respeito de hereditariedade e criticando a herança de caracteres adquiridos⁶. Primeiramente Weismann se referiu às descrições populares de herança de mutilações, acrescentando depois: “Os únicos casos dignos de discussão científica são os experimentos bem conhecidos com porquinhos-da-Índia realizados pelo fisiólogo francês Brown-Séquard” (Weismann, 1889, p. 81). A discussão dos experimentos de Brown-Séquard tomou uma boa parte da obra de Weismann, e foi o que motivou depois a realização de seus experimentos com camundongos. Os trabalhos de Brown-Séquard sobre esse assunto já foram apresentados em um artigo anterior (Martins, 2008), mas vamos resumir os principais pontos abaixo.

Em 1850, Brown-Séquard descreveu um tipo de epilepsia que podia ser induzida em animais (principalmente porquinhos-da-Índia) por lesões do sistema nervoso central, e especialmente por lesões nas regiões lombar ou torácica da medula espinhal. No decorrer desses estudos sobre epilepsia experimental, o fisiólogo notou que alguns descendentes dos animais operados também mostravam sintomas semelhantes. Brown-Séquard observou esse efeito casualmente (não estava estudando a herança de caracteres adquiridos) e o descreveu primeiramente em 1860.

Com apoio de Thomas Huxley, que era presidente da *Royal Society*, apresentou com grande destaque seu trabalho sobre herança de caracteres adquiridos na reunião da *British Association for the Advancement of Science* de 1870, em Liverpool. Através de Huxley, Darwin se interessou pelo trabalho de Brown-Séquard. Convenceu-se de que os experimentos eram decisivos e passou a citá-los em suas obras, com especial destaque em 1868 no *Variation of animals and plants under domestication*.

Em 1875 Brown-Séquard publicou um trabalho mais detalhado na revista *The Lancet* descrevendo *vários tipos de fenômenos* induzidos artifi-

⁶ “Ueber die Vererbung” (1883), traduzido em Weismann, 1889, pp. 67-105.

cialmente (por cirurgia) que eram transmitidos à prole. Esse trabalho foi citado por Darwin na segunda edição do *Variation*. Os principais efeitos que descreveu foram estes:

1. Aparecimento de epilepsia em animais nascidos de pais que tinham se tornado epiléticos por um dano do cordão espinhal.
2. Aparecimento de epilepsia também em animais nascidos de pais que se tornaram epiléticos pelo corte do nervo ciático.
3. Uma mudança na forma da orelha em animais nascidos de pais nos quais tal mudança foi o efeito de uma divisão do nervo cervical simpático.
4. Fechamento parcial das pálpebras em animais nascido de pais nos quais esse estado das pálpebras tinha sido causado pelo corte do nervo cervical simpático ou pela remoção do gânglio cervical superior.
5. Exoftalmia em animais nascidos de pais nos quais um ferimento do corpo restiforme tinha produzido a protusão do globo ocular. Testemunhei esse fato interessante muitas vezes, e vi a transmissão do estado mórbido do olho continuar por 4 gerações. Nesses animais, modificados por hereditariedade, geralmente os dois olhos são protusos, embora nos pais usualmente apenas um mostrasse exoftalmia, tendo a lesão sido realizada na maioria dos casos apenas em um dos corpos restiformes.
6. Hematoma e gangrena seca das orelhas em animais nascido de pais nos quais essas alterações auriculares foram causadas por um dano ao corpo restiforme perto da base do cálamo.
7. Ausência de dois dos três dedos da pata traseira, e algumas vezes de todos os três, em animais cujos pais tinham comido seus dedos da pata traseira que tinham se tornado insensíveis apenas por um corte do nervo ciático, ou daquele nervo e também do crural. Algumas vezes, em vez de uma ausência completa dos dedos, apenas faltava uma parte de um ou dois ou três deles nos filhotes, embora nos pais não apenas os dedos, mas o pé inteiro estivesse ausente (parcialmente comido, parcialmente destruído por inflamação, ulceração ou gangrena).
8. Aparecimento de vários estados mórbidos da pele e cabelo do pescoço e da face em animais nascidos de pais que tinham alterações semelhantes nas mesmas partes, como efeito de um dano ao nervo ciático. (Brown-Séquard, 1875, p. 7)

Esses experimentos se tornaram, na época, a evidência experimental mais forte existente que era favorável à ocorrência de herança de caracteres adquiridos acidentalmente. É natural, portanto, que Weismann se referisse a eles.

7 A CRÍTICA DE WEISMANN A BROWN-SÉQUARD

Vejam, agora, como Weismann descrevia e criticava o trabalho de Brown-Séguar.

Os únicos casos dignos de discussão científica são os experimentos bem conhecidos com porquinhos-da-Índia realizados pelo fisiólogo francês Brown-Séguar. Mas a explicação de seus resultados está aberta à discussão, em minha opinião. Nesses casos estamos lidando com a aparente transmissão de malformações produzidas artificialmente. A divisão de importantes nervos, ou do cordão espinhal, ou remoção de uma parte do cérebro, produziu certos sintomas que reapareceram nos descendentes dos animais mutilados. Foi produzida epilepsia dividindo o grande nervo ciático; a orelha se tornou deformada quando o nervo simpático foi cortado no pescoço; e houve prolapso do globo ocular depois da remoção de certa parte do cérebro – os corpos restiformes. Diz-se que todos esses efeitos foram transmitidos aos descendentes até a quinta ou sexta geração. (Weismann, 1889, pp. 81-82)

Weismann não indicou de onde obteve essas informações, que não são uma descrição adequada dos resultados de Brown-Séguar. Por exemplo: não houve “remoção de uma parte do cérebro” nos seus experimentos; a epilepsia podia ser produzida tanto pela divisão do nervo ciático quanto por um dano na medula espinhal; a protusão dos olhos ocorria quando se produzia um ferimento nos corpos restiformes (que não fazem parte do cérebro) e não por remoção de uma parte do cérebro. Não existe nenhum relato de que todos os sintomas observados fossem transmitidos até a quinta ou sexta geração. Portanto, Weismann parecia não ter sido suficientemente cuidadoso em se informar a respeito dos trabalhos de Brown-Séguar. Logo em seguida, Weismann discutiu a possível explicação dos fatos, supondo-os verdadeiros:

Mas podemos perguntar se esses casos são realmente devidos à hereditariedade, e não a uma simples infecção. No caso de epilepsia, pelo

menos, é fácil imaginar que pode ocorrer a passagem de algum organismo específico através das células reprodutivas, como no caso da sífilis. No entanto, somos totalmente ignorantes sobre a natureza da doença anterior [epilepsia]. (Weismann, 1889, p. 82)

Ou seja: se os fenômenos descritos por Brown-Séguard forem verdadeiros, eles poderão ser explicados por transmissão de um microorganismo patológico dos progenitores aos filhos (como na sífilis), em vez de supor-se uma transmissão hereditária. No entanto, a explicação de Weismann é bastante problemática. A epilepsia não era uma doença transmissível pelo contato, portanto não havia qualquer indicação de que pudesse estar associada a um microorganismo. Além disso, como ela era produzida artificialmente através de lesões ao sistema nervoso, não parecia haver qualquer relação com microorganismos, nos experimentos de Brown-Séguard. A explicação de Weismann era totalmente *ad hoc*. Além disso, seria necessário supor que *cada um dos efeitos produzidos nos experimentos de Brown-Séguard estivesse associado a um microorganismo específico*. Weismann parece ter notado esse problema de sua explicação, pois adicionou:

Essa explicação sugerida pode talvez não se aplicar aos outros casos: mas devemos nos lembrar que os animais que foram sujeitos a operações tão graves sobre o sistema nervoso sofreram um choque considerável, e se são capazes de se reproduzir, é provável que produzam descendentes fracos, e que facilmente serão afetados por doença. Tal resultado não explica, no entanto, por que os descendentes deveriam sofrer da mesma doença que foi induzida artificialmente nos pais. Mas isso não parece ter sido sempre o caso. O próprio Brown-Séguard diz, “As mudanças nos olhos dos descendentes eram de uma natureza muito variável e apenas ocasionalmente exatamente semelhantes às observadas nos progenitores”. (Weismann, 1889, p. 82)

Ou seja: em vez de supor que cada efeito estava associado a um microorganismo diferente, Weismann sugeriu que a fraqueza dos progenitores produzia descendentes fracos e que então surgia uma doença nos filhos que podia ser diferente da induzida nos pais. A explicação tem vários problemas. Em primeiro lugar, os experimentos de Brown-Séguard envolviam muitas vezes progenitores machos operados com fêmeas sãs, e vice-versa. Em ambos os casos, surgiam descendentes alterados – e como a fraqueza do *pai*, produzida pela cirurgia, poderia produzir um descendente fraco e doentio? Em se-

gundo lugar, os animais operados sobreviviam não apenas alguns dias, mas semanas ou meses e não eram descritos por Brown-Séguard como fracos. Em terceiro lugar, Weismann distorceu as palavras de Brown-Séguard, que apenas estava se referindo à diferença de *grau* da exoftalmia, e não a uma diferença qualitativa entre os efeitos observados nos progenitores e na prole.

Weismann alegou também que as descrições publicadas por Brown-Séguard não eram suficientemente detalhadas.

Os experimentos recentes são descritos apenas em pequenas notas preliminares que, com relação à sua precisão, a possibilidade de equívocos, as precauções tomadas e a sucessão exata de indivíduos afetados, não proporcionam dados sobre os quais possa ser fundamentada uma opinião científica. (Weismann, 1889, p. 82)

Ou seja, Weismann estava colocando em dúvida os próprios experimentos de Brown-Séguard.

Três anos depois (1886) Weismann publicou novo trabalho⁷ no qual inseriu um apêndice a respeito da “suposta transmissão de caracteres adquiridos”, onde se referiu novamente aos trabalhos de Brown-Séguard:

Anteriormente, quando sustentei que as provas de transmissão de doenças produzidas artificialmente eram inconclusivas, eu tinha em mente os únicos experimentos que, tanto quanto estou ciente, podem ser apontados a favor da transmissão de caracteres adquiridos; a saber, os experimentos de Brown-Séguard sobre porquinhos-da-Índia. (Weismann, 1889, p. 310)

Em uma nota de rodapé, Weismann indicou as referências dos seguintes trabalhos:

Brown-Séguard, *Researches on epilepsy; its artificial production in animals and its etiology, nature, and treatment*. Boston, 1857. Também vários artigos pelo mesmo autor em *Journal de Physiologie de l'Homme*, volumes 1 e 3, 1858 e 1860, e no *Archives de Physiologie Normale et Pathologique*, volumes 1-4, 1868-1872. (Weismann, 1889, p. 310, nota 3)

⁷ “Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie”, traduzido em Weismann, 1889, pp. 251-332.

É curioso que essas referências *não incluem* os principais trabalhos de Brown-Séguard sobre o assunto; e incluem artigos nos quais ele *não tratou* sobre herança de caracteres adquiridos.

Prosseguindo, neste trabalho Weismann se referiu *apenas à transmissão da epilepsia*, sem se referir aos outros efeitos observados por Brown-Séguard. Mencionou então a confirmação dessas observações:

Esses experimentos foram desde então repetidos por Obersteiner, que os descreveu de um modo muito exato e completamente sem idéias preconcebidas. **Não se pode duvidar do fato em si:** é certo que alguns dos descendentes dos animais nos quais a epilepsia foi produzida artificialmente também sofrem de epilepsia em consequência da doença dos seus pais. **Este fato pode ser aceito como provado**, mas em minha opinião não temos o direito de concluir dele que os caracteres adquiridos possam ser transmitidos. (Weismann, 1889, p. 311; sem ênfase no original)

O trabalho de Heinrich Obersteiner mencionado por Weismann é de 1875, ou seja, é *anterior* ao primeiro trabalho de Weismann (de 1883) que punha em dúvida os experimentos de Brown-Séguard e, portanto, o “desde então” da citação acima é apenas uma forma que Weismann escolheu para se justificar. Além disso, omitiu as outras confirmações do fenômeno, que haviam sido publicadas por Eugène Dupuy⁸ e Carl Westphal.

Weismann procurou reduzir a importância do *fato* que agora ele aceita, afirmando que não houve transmissão de nenhuma alteração *morfológica*.

A epilepsia não é uma característica morfológica; é uma doença. Só poderíamos falar sobre a transmissão de uma característica morfológica, se uma certa mudança morfológica que foi a causa da epilepsia tivesse sido produzida pela lesão nervosa, e se uma mudança semelhante reaparecesse nos descendentes, e produzisse neles também os

⁸ Eugène Dupuy, antigo discípulo de Brown-Séguard que trabalhava na época nos Estados Unidos, repetiu os experimentos e confirmou três dos efeitos descritos por Brown-Séguard: a transmissão hereditária da epilepsia produzida por cirurgias; a transmissão da protusão dos olhos de animais que haviam sido operados no corpo restiforme; e a transmissão de deformações das patas. Ele concluiu que Weismann não podia contestar a hereditariedade de lesões adquiridas (Dupuy, 1890).

sintomas da epilepsia. Mas que isso realmente ocorre não foi de modo algum provado; e é até altamente improvável. [...]

Estes experimentos, embora muito interessantes, não nos permitem afirmar que uma mudança morfológica distinta é transmitida aos descendentes depois de ter sido induzida artificialmente nos pais. [...] Os sintomas de uma doença são transmitidos sem dúvida, mas a causa da doença nos descendentes é a real questão que exige solução. (Weismann, 1889, p. 311)

Brown-Séquard não havia afirmado, em qualquer de seus trabalhos, que a lesão produzida nos pais e que gerou os sintomas epiléticos fosse reproduzida nos descendentes; ele afirmou exatamente o contrário, desde seus primeiros trabalhos sobre o assunto. No entanto, havia *outros efeitos* morfológicos (como a queda das pálpebras, protusão dos olhos, deformação das orelhas, etc.) que eram transmitidos aos descendentes; e Weismann omitiu todos esses outros efeitos, na sua discussão.

Em seguida, Weismann afirmou novamente que os descendentes dos animais operados eram fracos e que tinham *várias doenças* – o que não é correto – e repetiu novamente a sugestão de que ocorreu a transmissão de microorganismos dos pais para os filhos.

Ao discutir essa hipótese, Weismann se referiu rapidamente ao trabalho de Westphal, porém sem mencionar que ele havia confirmado a *transmissão hereditária* da epilepsia nos porquinhos-da-Índia. Apenas comentou que Westphal havia produzido epilepsia experimental batendo uma ou duas vezes na cabeça dos animais e que nesse caso o fenômeno não poderia ter nada a ver com micróbios. Porém, em vez de concluir que sua hipótese estava errada, Weismann conclui que a epilepsia poderia ter diferentes causas que afetem o sistema nervoso. “No caso de Westphal, tal estímulo seria dado por um choque mecânico poderoso, nos experimentos de Brown-Séquard, pela penetração de micróbios” (Weismann, 1889, p. 315). Como Weismann omitiu que nos experimentos de Westphal também havia transmissão da doença aos descendentes, ele não se deu ao trabalho de tentar explicar como ocorreria essa transmissão sem os micróbios.

Ao tentar convencer seus leitores de que a epilepsia só poderia ser transmitida por micróbios, Weismann não indicou nenhuma evidência empírica de que havia micróbios envolvidos no fenômeno, nem

propôs nenhum novo experimento. Ele apenas analisou se seria possível *compreender* a transmissão de caracteres herdados através de hipóteses epigenéticas ou preformacionistas e concluiu que não; e como, segundo ele, essa transmissão é incompreensível, ela não poderia ter ocorrido; portanto, houve transmissão apenas através de microorganismos:

Assim, a transmissão da epilepsia produzida artificialmente não pode ser explicada pela teoria epigenética, nem pela teoria da preformação; só pode ser tornada inteligível se supusermos que o aparecimento da doença na prole depende da introdução de germes vivos, ou seja, de micróbios. A suposta transmissão desta doença produzida artificialmente é o único exemplo definido que até agora foi apresentado como base da transmissão de caracteres adquiridos. Acredito que mostrei que tal base é enganadora, não porque exista qualquer incerteza sobre o próprio fato de transmissão, mas porque é uma transmissão que não pode depender da hereditariedade, e é com toda probabilidade devida a uma infecção. (Weismann, 1889, p. 319)

Weismann não repetiu os experimentos de Brown-Séguard, nem sugeriu que se procurasse os supostos microorganismos, mas afirmou que não era possível outra explicação.

Ou seja: o argumento mais forte de Weismann é que *não podemos compreender* a transmissão hereditária de características adquiridas e, portanto, *ela não pode ocorrer*, e os fenômenos que parecem indicar o contrário devem ser explicados de outra maneira (por exemplo, por micróbios).

8 REAÇÕES À INTERPRETAÇÃO DE WEISMANN

Vemos que a argumentação de Weismann era muito fraca. No entanto, vários autores a adotaram, como por exemplo, Alfred Russel Wallace – que se opunha frontalmente à herança de caracteres adquiridos, defendendo que a seleção natural era suficiente para explicar todos os fenômenos evolutivos. Em sua obra *Darwinism*, ele afirmou:

O caso freqüentemente citado de herança de uma doença induzida por mutilação (porquinhos-da-Índia epiléticos de Brown-Séguard) foi discutido pelo professor Weismann, e mostrado não ser conclusivo. A própria mutilação – um corte de certos nervos – nunca era herdada, mas a epilepsia resultante, ou um estado geral de fraqueza,

deformidade ou feridas, era herdada algumas vezes. É possível, no entanto, que a mera lesão tenha introduzido e encorajado o crescimento de certos micróbios que, espalhando-se pelo organismo, algumas vezes cheguem às células germinativas e assim transmitam uma condição doentia aos descendentes. (Wallace, 1890, pp. 440-441)

William Platt Ball, por sua vez, comentou sobre o trabalho de Brown-Séguard como se ele não tivesse nenhuma importância:

A descoberta de Brown-Séguard de que ocasionalmente é herdada uma tendência epiléptica produzida artificialmente pela mutilação do sistema nervoso de um porquinho-da-Índia pode ser um fato de “peso considerável”, ou por outro lado pode ser completamente irrelevante. Casos desse tipo chamam a atenção como exceções peculiares em vez de exemplos de uma lei ou regra geral. (Ball, 1890, p. 35)

Portanto, para Ball, exceções como essa não têm importância, pois não permitem chegar a nenhuma conclusão geral. É uma posição equivocada, já que o que estava em discussão era se existia *algum* exemplo de hereditariedade de caracteres adquiridos.

Em um artigo que publicou originalmente em 1890, Samuel Butler ridicularizou a interpretação de Weismann sobre os experimentos de Brown-Séguard:

Suponho que um micróbio que faz os porquinhos-da-Índia comerem os dedos dos pés tinha sido transmitido às células germinativas de um infeliz porquinho-da-Índia que já tinha sido invadido por este micróbio, e fez com que seus descendentes também comessem seus dedos dos pés. O micróbio precisa dar conta de muitas coisas. (Butler, 1908, p. 299)

Muitos autores aceitaram os experimentos de Brown-Séguard e não viram nenhum problema em conceber uma explicação teórica para os mesmos. Osborn, por exemplo, comentou que não havia acordo sobre a transmissão de mutilações aos descendentes, “exceto nos casos em que a mutilação produz uma perturbação geral das funções normais de diferentes órgãos, como nos experimentos realizados por Brown-Séguard em porquinhos-da-Índia” (Osborn, 1892, p. 564). Depois de afirmar que os casos descritos por Brown-Séguard “são incontestáveis”, Osborn sugeriu que poderiam ser interpretados da seguinte forma: “a condição patológica dos centros nervosos induziu uma perturbação direta nas porções das células germinativas que

representam e que se desenvolverão nos órgãos correspondentes da futura descendência” (*ibid.*, p. 564).

9 RESPOSTA DE BROWN-SÉQUARD A WEISMANN

Após a publicação do livro de Weismann, Brown-Séquard escreveu um curto artigo respondendo aos argumentos lá apresentados (Brown-Séquard, 1892). Depois de expor a hipótese da explicação microbiana, ele comentou:

A suposição de Weismann, puramente gratuita, não mereceria certamente que alguém se detivesse nela, se tivesse sido emitida por um homem de menos mérito e se não tivesse sido aceita por muitos sábios. É fácil demonstrar sua falsidade.

Em primeiro lugar, *essa suposição não é uma hipótese científica, pois ela não repousa sobre nenhum fato*. O micróbio, cuja existência se imagina, não foi visto jamais. Eu próprio fiz, ou pedi que fizessem o exame do esperma das cobaias epiléticas que tiveram descendentes epiléticos e que estavam, apesar disso, com boa saúde, como ficam esses animais quando se cuida um pouco de sua higiene, e jamais foi encontrado um micróbio.

Em segundo lugar, é difícil compreender que um micróbio qualquer pudesse penetrar em um espermatozóide, que é quase tão pequeno quanto ele, sem destruí-lo ou sem fazê-lo perder seu poder fecundante.

Em terceiro lugar, se a hipótese fosse exata, o progenitor, assim como o descendente, deveria sua epilepsia a um mesmo micróbio e nesse caso o autor da hipótese teria que explicar – o que ele não fez – por que esse micróbio entra no organismo depois de certos danos e não depois de outros. Assim, o corte dos cordões anteriores da medula espinhal ou a dos nervos braquiais não causa a epilepsia, enquanto que a dos cordões posteriores ou laterais ou do nervo ciático a produz. Além disso, a seção de uma ou da outra das bifurcações dos ciáticos só é seguida por uma epilepsia incompleta, enquanto a do tronco gera a epilepsia completa. Além disso, a epilepsia desaparece geralmente quando o nervo ciático se regenera. Ora, se a epilepsia fosse realmente devida a micróbios dos centros nervosos, por que ela desapareceria, quando cessasse a irritação de um nervo periférico?

[...] mas ainda, por que essa afecção ocorre quando, em vez de se fazer a seção do nervo ciático, o que implica que esse nervo é exposto ao ar, ele é esmagado com os músculos que o cercam sem fazer qualquer abertura nem mesmo na pele?

Na verdade, os partidários tão numerosos de Weismann na Alemanha e na Inglaterra mostraram uma leviandade realmente extraordinária admitindo sua hipótese sobre a transmissão hereditária de uma afecção nervosa produzida artificialmente nos pais.

Portanto, a idéia darwiniana sai triunfante desse exame, contra a única suposição que foi apresentada para substituí-la com relação aos fatos experimentais que assinalai. (Brown-Séguard, 1892, p. 687-688)

Weismann nunca citou nem respondeu ao artigo de Brown-Séguard de 1892. Depois da morte de Brown-Séguard, publicou novamente alguns comentários sobre o assunto no seu livro *A teoria da evolução*, mas não adicionou nada de novo (Weismann, 1904b, pp. 67-68). Nunca comentou sobre outros experimentos, como os de Eugène Dupuy que, em 1890, havia confirmado os resultados de Brown-Séguard, ou os trabalhos de Romanes que haviam confirmado parcialmente esses resultados. Por que esse silêncio? Talvez pudéssemos aqui aplicar uma crítica de Samuel Butler a Weismann, que o criticou por ocultar evidências que Darwin havia apresentado a favor da herança de caracteres adquiridos:

Quando vemos uma pessoa colocar no ostracismo a evidência com a qual ele deve se defrontar, como acredito que o professor Weismann está claramente fazendo, estaremos corretos em nove de cada dez casos em supor que ele sabe que a evidência é forte demais. (Butler, 1908, p. 306)

10 O EXPERIMENTO DE WEISMANN

Foi em 1888, pouco depois de analisar os trabalhos de Brown-Séguard, que Weismann publicou seus experimentos com camundongos.

Os experimentos foram realizados com camundongos brancos, e foram iniciados em outubro do ano passado (1887), com sete fêmeas e cinco machos. No dia 17 de outubro todas suas caudas foram corta-

das, e em 16 de novembro nasceram as duas primeiras famílias. Como o período de gravidez é de apenas 22 a 24 dias, estes primeiros descendentes começaram a se desenvolver em uma época em que os progenitores não tinham cauda. Essas duas famílias tinham um total de 18 animais e todos os indivíduos possuíam uma cauda perfeitamente normal, com um comprimento de 11 a 12 mm. Os jovens camundongos, como todos os que nasceram posteriormente, eram removidos da gaiola e foram ou mortos e preservados, ou utilizados para a continuação dos experimentos de reprodução. Na primeira gaiola, contendo os 12 camundongos da primeira geração, nasceram 333 filhotes em 14 meses, ou seja, até o dia 16 de janeiro de 1889, e nenhum deles tinha uma cauda rudimentar ou mesmo uma cauda ligeiramente menor do que a dos descendentes de pais não mutilados. (Weismann, 1889, pp. 431-432)

Todos esses 333 camundongos eram filhos dos primeiros 5 machos e 7 fêmeas. Mas Weismann observou também o que ocorria em diversas gerações sucessivas:

Poderia ser objetado que os efeitos da mutilação não exercem qualquer influência antes de várias gerações. Por isso removi quinze filhotes, nascidos em 2 de dezembro de 1887, para uma segunda gaiola, logo depois que eram capazes de enxergar e estavam cobertos por pelos; e suas caudas foram cortadas. Esses camundongos produziram 237 filhotes de 2 de dezembro de 1887 até 16 de janeiro de 1889, e todos possuíam uma cauda normal. (Weismann, 1889, p. 432)

Realizando o mesmo tipo de experimento sucessivamente, Weismann estudou cinco gerações de camundongos, sem notar qualquer efeito:

Assim, foram produzidos 901 filhotes por cinco gerações de progenitores mutilados artificialmente, e não houve um único exemplo de uma cauda rudimentar ou de qualquer outra anormalidade deste órgão. A medida exata provou que não havia sequer uma leve diminuição de comprimento. A cauda de um camundongo recém-nascido varia de 10,5 a 12 mm de comprimento, e nenhum dos filhotes possuía uma cauda com menos de 10,5 mm. Além disso, não havia qualquer diferença a esse respeito entre os filhotes da primeira geração e das seguintes. (Weismann, 1889, pp. 432-433)

Weismann não descreveu os detalhes das medidas obtidas (nem forneceu tabelas, nem valores médios e desvios)⁹, mas afirmou que não houve redução no tamanho da cauda dos camundongos.

Ele próprio admitiu que o experimento não era conclusivo, porque se poderia objetar que seria necessário um maior número de gerações para que os efeitos aparecessem (Weismann, 1889, p. 433). Mas não indicou outros possíveis problemas do experimento.

Os autores que descreviam fenômenos de herança de caracteres adquiridos acidentalmente (como Darwin) costumavam indicar que essas características apareciam nos descendentes *em idade correspondente* àquela em que havia ocorrido nos progenitores. Nesses experimentos, Weismann media as caudas de camundongos recém-nascidos, e o corte das caudas era realizado um pouco depois (quando já enxergavam e estavam cobertos com pelos, sendo removidos para outra gaiola). Nessas condições, os defensores da transmissão de características adquiridas acidentalmente poderiam considerar que o experimento era irrelevante.

Por outro lado, diversos autores apontaram que o experimento de Weismann era irrelevante por outro motivo: porque não testava a teoria de Lamarck. De fato, Lamarck admitia que as características adquiridas durante a vida de um indivíduo *através do uso e do desuso* poderiam ser transmitidas aos descendentes, mas nunca havia se referido à herança de mutilações¹⁰. Por isso, Osborn comentou:

Não precisamos discutir a herança de mutilações, pois as mutilações não fazem parte da ordem regular da natureza, e embora possam ter forte valor positivo, possuem pequeno valor negativo. Os argumentos elaborados que recentemente foram dirigidos contra elas nos lembram, portanto, dos ataques de Dom Quixote contra os moinhos de vento, como se o lamarckismo dependesse desse tipo de evidência. (Osborn, 1891, p. 195)

⁹ No final do século XIX ainda não era comum o uso de estatística, entre os biólogos. No entanto, Francis Galton já havia feito amplo uso de métodos estatísticos no estudo da hereditariedade, desde a década de 1860 (ver Bulmer, 2003).

¹⁰ Cerca de 20 anos atrás, Peter Gauthier apontou esse problema do experimento de Weismann, aparentemente sem saber que os pesquisadores da época já haviam feito o mesmo tipo de crítica (Gauthier, 1990; Gauthier, 1993).

Ao afirmar que tal tipo de experimento poderia ter “forte valor positivo”, porém “pequeno valor negativo”, Osborn estava levando em conta a assimetria epistemológica da prova experimental. De fato, a existência de um único caso positivo (ou de poucos casos) seria uma forte evidência de que existe a transmissão de caracteres adquiridos acidentalmente; enquanto um único caso negativo não significa nada.

George John Romanes também criticou de forma semelhante o experimento de Weismann, comentando especialmente que ele não servia para refutar a hipótese da pangênese de Darwin:

O único fato adicional que foi publicado pela escola de Weismann é o resultado do experimento do próprio Weismann cortando as caudas de camundongos por sucessivas gerações. Mas este experimento não tem relação com a questão em debate; pois ninguém que esteja familiarizado com a literatura sobre o assunto esperaria que surgisse qualquer resultado positivo de tal linha de investigação. Como foi mostrado anteriormente, Darwin considerou cuidadosamente o caso de mutilações, e explicou que sua não-transmissibilidade não constitui uma objeção válida à sua teoria da pangênese. Além disso, pode-se adicionar agora, ele expressamente aludiu, a esse respeito, ao corte de caudas praticado por criadores de cavalos e de cães, “por um longo número de gerações, sem qualquer efeito hereditário”. Ele também aludiu à evidência ainda melhor que é fornecida pela prática da circuncisão. Portanto, é difícil compreender o objetivo do experimento de Weismann. Ademais, a não ser pelo resultado deste experimento, nenhum novo fato associado à questão aqui debatida foi sequer alegado. (Romanes, 1897, pp. 148-149)

Embora o resultado negativo do experimento de Weismann não tivesse importância, experimentos semelhantes que dessem resultado positivo seriam muito importantes. Sabe-se que o próprio Romanes estava passando o inverno de 1892-1893 nas Ilhas Madeira, por causa de problemas de saúde, e escreveu uma carta à esposa a respeito do novo livro de Weismann, *The germplasm*, comentando:

[...] desde que cheguei aqui ouvi falar de pelo menos três novos casos de gatos que perderam suas caudas e depois tiveram filhotes sem

cauda¹¹. Eu gostaria de ter sido mais enérgico em prosseguir com meus experimentos sobre isso, assim escrevi a John para me conseguir doze gatinhos para me encontrarem quando eu voltar [a Oxford]. Seria uma grande coisa derrubar todo o edifício de W. [Weismann] com um rabo de gato. (Carta de G. J. Romanes, *in* Ethel Romanes, 1896, p. 323)

Não sabemos se Romanes de fato executou esses experimentos, pois estava bastante doente e faleceu pouco tempo depois. Mas sabemos que os experimentos de Weismann foram repetidos com resultados positivos, nos Estados Unidos, de acordo com uma comunicação que Osborn recebeu do dr. Charles E. Lockwood:

Selecionei um par de camundongos brancos por causa de sua rápida reprodução. Eu os reproduzi por 96 gerações, pois eles se reproduzem a cada 30 dias, e quando têm 30 dias de idade são capazes de se reproduzir. Destruí todos os defeituosos e doentios, reproduzindo apenas os mais capazes. Eliminei todas as doenças deles e obtive um animal de sangue puro, maior e mais bonito, em todos os aspectos, do que o par original. Reproduzi-os sem as caudas, selecionando um par, colocando-os em uma gaiola separados, e quando tinham filhotes eu tomava esses filhotes e cortava suas caudas. Quando de idade suficiente, eu selecionava um par dos filhotes e os acasalava, e quando tinham filhotes eu cortava suas caudas. Continuei esse endocruzamento, cortando as caudas em cada geração, e selecionando de cada vez um par dos últimos filhotes de cada vez, durante 7 gerações. Alguns dos filhotes apareceram sem caudas, e por fim eu obtive uma linhagem perfeita de camundongos sem cauda. Então eu tomei um com cauda e outro sem cauda e os acasalei, e alterando o sexo de cada vez – um macho sem cauda com uma fêmea com cauda, e depois uma fêmea sem cauda com um macho com cauda – eu finalmente fui premiado com camundongos com cauda. (carta de Lockwood, citada por Osborn, 1892, p. 567).

¹¹ O próprio Weismann citou que no congresso de naturalistas realizado em Wiesbaden, em 1887, foram mostrados gatos que só tinham um coto da cauda e que teriam herdado essa peculiaridade da mãe, cuja cauda tinha sido amputada acidentalmente. Biólogos da estatura de Rudolf Virchow declararam que esse caso seria uma prova da herança de caracteres adquiridos acidentalmente, se todos os detalhes fossem corretos (Weismann, 1904b, vol. 2, pp. 64-65).

A descrição parece clara e os resultados parecem ter sido bem definidos. Porém, por se tratar de uma descrição de um cientista amador, poder-se-ia colocar em dúvida esse experimento. O próprio Osborn, que relatou esse experimento, sugeriu que ele deveria ser repetido em algum laboratório de fisiologia bem conhecido. “Como disse acima, eles parecem confiáveis, mas fatos que vão contra uma teoria devem ser atestados duplamente” (Osborn, 1892, p. 567). De qualquer forma, pode-se dizer que os experimentos de Weismann também precisariam ter sido repetidos durante um maior número de gerações, e por diversos pesquisadores, para que os resultados fossem mais confiáveis.

Weismann, de fato, prosseguiu em seu experimento por um tempo mais longo. Os resultados foram descritos em outra de suas obras (*A teoria da evolução*), publicada mais de 10 anos depois. A descrição é muito sucinta, sem fornecer detalhes:

Ao mesmo tempo, experimentos com camundongos provaram que cortar suas caudas, mesmo quando isso é feito com os dois progenitores, não produz a menor diminuição no comprimento da cauda dos descendentes. Eu próprio instituí experimentos desse tipo, e os prolonguei durante 22 gerações sucessivas, sem qualquer resultado positivo. Entre os 1.592 filhotes produzidos por progenitores sem cauda, não havia um único com uma cauda defeituosa em qualquer sentido. Foram comunicados resultados corroborativos desses experimentos por Ritzema Bos e, independentemente, por Rosenthal; além disso, uma série de experimentos correspondentes com ratos, que esses dois pesquisadores desenvolveram, deram os mesmos resultados negativos. (Weismann, 1904a, vol. 2, p. 56; cf. Weismann, 1904b, vol. 2, pp. 65-66)

É interessante notar que apenas a edição original (em alemão) contém a frase “Entre os 1.592 filhotes produzidos por progenitores sem cauda, não havia um único com uma cauda defeituosa em qualquer sentido”, que foi omitida da tradução inglesa. Como a tradução foi feita com a colaboração do próprio Weismann, é provável que ele tenha decidido cortar essa frase. Não sabemos o motivo dessa omissão. É também curioso que Weismann não afirma que a cauda dos camundongos tinha sempre o mesmo comprimento, apenas afirma que não surgiu nenhum filhote sem cauda ou com cauda defeituosa.

De acordo com Herbert Eugene Walter, todos os camundongos do experimento de Weismann foram conservados durante décadas:

Pode-se ver nas catacumbas do *Zoologisches Institut* de Freiburg, armazenadas cuidadosamente em prateleiras, como um “documento”, longas fileiras de garrafas com rótulos contendo os 1.592 mártires da ciência que constituíram as 22 gerações de camundongos neste famoso experimento. (Walter, 1924, pp. 75-76)

As descrições do experimento de Weismann encontradas em diversos livros e na Internet diferem bastante entre si. Algumas se referem apenas à versão divulgada em 1889, com cinco gerações de camundongos. Outras indicam números variáveis de gerações (19, 20, 21, 22). Um livro chega a confundir camundongos com cães¹². Quase nunca indicam a fonte de informação, nem citam as obras originais de Weismann¹³. Geralmente afirmam que Weismann estava testando a idéia de herança de caracteres adquiridos de Lamarck, como vemos nesta obra norte-americana muito popular:

Um biólogo evolucionista alemão, August Weismann, ajudou a lançar Lamarck na obscuridade quando tentou testar a teoria de Lamarck de que os organismos transmitem traços dirigidos para a sobrevivência, adquiridos através de sua interação com o meio. Em um dos experimentos de Weismann, ele cortou as caudas de camundongos machos e fêmeas e os cruzou. Weismann argumentou que se a teoria de Lamarck estivesse correta, os progenitores deveriam passar seu estado desprovido de cauda para as gerações futuras. A primeira geração de camundongos nasceu com caudas. Weismann repetiu o experimento mais 21 gerações, mas nenhum camundongo nasceu sem cauda, levando Weismann a concluir que a noção de hereditariedade de Lamarck estava errada. (Lipton, 2008, p. 11)

¹² “After observing twenty-two successive generations of **dogs** whose tails were cut off, he stated that among the 1592 young born of tailless parents there was not a single one with a tail in any way defective” (Gumpert, 1936, p. 188; minha ênfase). Provavelmente o equívoco é devido a Edwin L. Shuman, que traduziu a obra do alemão para o inglês.

¹³ Um dos poucos autores que cita corretamente o experimento de Weismann e sua fonte é Adolf Heschl, que se baseou no original em alemão do livro *A teoria da evolução* (Heschl, 1998, p. 146; Heschl, 2002, p. 131).

Na verdade, Weismann não estava testando a teoria de Lamarck; este não foi *um dos experimentos* de Weismann sobre o assunto, foi o único; e não foi a partir desse experimento que Weismann concluiu que a noção de herança de caracteres adquiridos estava errada, foi a partir de sua concepção teórica sobre hereditariedade.

11 TERIA WEISMANN REFUTADO A HERANÇA DE CARACTERES ADQUIRIDOS?

Weismann rejeitou a idéia de herança de caracteres adquiridos, e seus trabalhos tiveram grande influência para que outras pessoas também a rejeitassem. Mas teria ele *refutado* tal idéia?

“Refutar” uma idéia significa *provar que ela está errada*. Ernst Mayr propôs que a herança de caracteres adquiridos poderia ser refutada de três diferentes modos:

Há três caminhos para refutar a herança de caracteres adquiridos. O primeiro é mostrar que os mecanismos pelos quais se supõe que ela opera são impossíveis. Esta foi a abordagem primária de Weismann. Não há nada na estrutura das células que pudesse tornar possível uma herança de caracteres adquiridos. [...]

Um segundo modo de refutar uma herança de caracteres adquiridos é pelo experimento. [...] Começando com Hoffmann e Weismann, tais experimentos foram conduzidos até as décadas de 1930 e 1940, e os resultados foram uniformemente negativos [...]. Em outras palavras, a teoria falhou em todos os testes de sua validade.

O terceiro modo de refutar a teoria da herança de caracteres adquiridos é mostrar que os fenômenos que se alega *exigirem* o postulado de uma herança de caracteres adquiridos podem ser explicados igualmente bem, ou melhor, com base na teoria darwiniana. Grande parte da literatura evolucionista das décadas de 1920, 1930 e 1940 foi dedicada a esta terceira abordagem. (Mayr, 1982, pp. 699-701)

Por maior respeito que se possa ter por Ernst Mayr, é necessário perceber que ele estava completamente enganado em sua análise, sob o ponto de vista epistemológico.

O primeiro método de refutação descrito por Mayr é “mostrar que os mecanismos pelos quais se supõe que ela opera são impossíveis”. Foi o que Weismann tentou fazer com sua teoria do plasma germinativo, procurando mostrar que não havia nenhum modo de

influenciar a transmissão de características hereditárias. Trata-se de um método de refutação inválido. Em primeiro lugar, é preciso distinguir entre um *fenômeno* e sua *explicação*. Mesmo se fosse possível rejeitar todos os mecanismos propostos para se explicar a herança de caracteres adquiridos, isso não significaria que o *fenômeno* não existe – significaria apenas que não temos uma *explicação* adequada para ele. Além disso, podem existir explicações que não são passíveis de refutação, e isso ocorre principalmente na fase inicial de qualquer campo de estudo, quando as hipóteses são ainda vagas e mutáveis. Por fim, mesmo se todas as explicações propostas para a herança de caracteres adquiridos pudessem ter sido refutadas e tivessem sido de fato refutadas, isso não impediria que houvesse alguma explicação *ainda não sugerida* que fosse correta.

Vamos fazer uma comparação histórica com um outro campo de estudos. Como todos sabem, Galileo Galilei procurou provar que a teoria heliocêntrica de Copérnico era correta e que a teoria geocêntrica de Ptolomeu era errônea. No seu livro *Diálogo sobre os principais sistemas do mundo*, Galileo apresentou como ponto decisivo o estudo das marés. Desde a Antiguidade pensava-se que as marés eram produzidas por alguma influência da Lua. Galileo rejeitou essa idéia, porque não haveria nenhum modo de compreender como tal tipo de influência poderia ser exercida desde a Lua até a Terra. Além disso, ele supôs que não poderia existir nenhum outro tipo de explicação, se supusermos que a Terra está parada no centro do universo, como defendiam os astrônomos geocêntricos. Então, ele tentou explicar as marés através dos movimentos da Terra (sua rotação em torno do eixo e seu movimento em torno do Sol). Como, *segundo Galileo*, não havia outra explicação possível, isso *provava* que a teoria geocêntrica estava errada e que a heliocêntrica estava correta.

O raciocínio utilizado por Galileo era exatamente do tipo proposto por Mayr – e estava errado¹⁴. *Para Galileo*, era inconcebível uma ação da Lua sobre a Terra. Porém, meio século depois, Isaac Newton mostrou que existia, sim, uma força gravitacional entre a Lua e a Terra (e também entre o Sol e a Terra), e que essa força permitia explicar

¹⁴ Uma boa análise epistemológica do caso de Galileo é apresentada em Duhem, 1984, pp. 85-105.

as marés. Não sermos capazes de conceber, em certo momento, um mecanismo que explique um fenômeno não significa nem que o fenômeno inexistente, nem que é impossível propor uma boa explicação para ele.

O segundo método de Mayr é igualmente inadequado. Pode-se dizer que corresponde à tentativa de Weismann de mostrar, através de seu experimento de cortar as caudas de camundongos, que não ocorria a transmissão de caracteres adquiridos acidentalmente. Através de experimentos é possível mostrar que *nos casos estudados* não foi encontrada uma herança de caracteres adquiridos. Isso não prova que *nunca* ocorre herança de caracteres adquiridos. Só seria possível refutar experimentalmente tal idéia se ela afirmasse que *sempre* há herança de caracteres adquiridos – pois, neste caso, um único contra-exemplo constituiria uma refutação. Como a hipótese não afirmava isso, e sim que *existiam casos* de herança de caracteres adquiridos, tal hipótese não pode ser refutada experimentalmente.

O terceiro método de Mayr é ainda pior do que os outros. “O terceiro modo de refutar a teoria da herança de caracteres adquiridos é mostrar que os fenômenos que se alega *exigirem* o postulado de uma herança de caracteres adquiridos podem ser explicados igualmente bem, ou melhor, com base na teoria darwiniana.” Primeiramente, devemos notar que Mayr está querendo dizer que a hipótese de herança de caracteres adquiridos se contrapõe à teoria de Darwin – o que não está correto, já que Darwin utilizava essa hipótese. Em segundo lugar, mostrar que certos fenômenos explicados pela teoria *T* podem ser explicados por uma outra teoria *W* não refuta a teoria *T*. Sabe-se que, dado um conjunto qualquer de fatos, existem sempre *infinitas* teorias distintas que podem ser construídas para explicá-los. Dada *qualquer* teoria, pode-se afirmar com segurança, *a priori*, que podem ser propostas outras teorias que explicam os mesmos fatos igualmente bem, ou melhor. Isso não *prova* que aquela teoria está errada, evidentemente.

Pode-se dizer que Weismann procurou utilizar esse terceiro método para rejeitar a evidência experimental de Brown-Séquard: não negou o fenômeno, mas procurou mostrar que podia ser explicado através de uma infecção microbiana em vez de se aceitar a herança de caracteres adquiridos. Porém, a possibilidade de uma explicação alternativa não *refuta* a explicação dada por Brown-Séquard; e como os

micróbios supostos por Weismann nunca foram encontrados, pode-se dizer que sua alternativa era inadequada.

Embora esses três métodos descritos por Mayr não permitam *refutar* a idéia de herança de caracteres adquiridos (mostrar que ela é falsa), é claro que eles podem ser usados (e foram usados) para criticar e enfraquecer essa hipótese. Weismann efetivamente fez uso dos três, em diversos momentos.

12 COMENTÁRIOS FINAIS

A teoria de Weismann tinha pontos fracos, não sendo equivalente à teoria cromossômica aceita posteriormente. Foram indicados, na época, diversos fatos que pareciam indicar que não havia uma separação absoluta entre o plasma germinativo e o somático, e que poderiam existir influências do ambiente sobre o plasma germinativo.

Weismann considerava que os experimentos de Brown-Séquard, favoráveis à transmissão de caracteres adquiridos acidentalmente, eram os mais importantes já apresentados. Tentou inicialmente negar os fatos descritos pelo fisiologista, mas acabou concordando que os efeitos existiam de fato. Então, tentou explicá-los de outra forma – através da idéia de uma infecção microbiana que teria sido transmitida aos descendentes. A explicação de Weismann era *ad hoc*, sendo inadequada sob vários pontos de vista, pois não dava conta de todos os aspectos dos fenômenos descritos por Brown-Séquard e outros experimentadores. Além disso, ao contrário do que se poderia esperar, Weismann nem tentou repetir os experimentos de Brown-Séquard, nem procurou detectar os supostos micróbios. A resposta de Brown-Séquard pode ser considerada arrasadora, e nunca foi comentada por Weismann. Podemos dizer, por isso, que Weismann não conseguiu refutar essa evidência.

Quanto aos experimentos do próprio Weismann, podemos dizer que eles não eram conclusivos e tinham vários problemas. Por um lado, mostrar que em um determinado caso não se observa a herança de mutilações não prova que tal fenômeno seja impossível, em outros casos. Por outro lado, a descrição de Weismann é muito incompleta, não é acompanhada de análise estatística, e tem falhas importantes em seu planejamento, como ignorar o princípio das idades correspondentes de hereditariedade, que era aceito por Darwin.

Weismann se opôs diretamente à idéia de herança de caracteres adquiridos e publicou diversos trabalhos sobre esse assunto, influenciando toda uma geração de biólogos. No entanto, o real significado de sua contribuição é descrito de forma equivocada. Ele não fez experimentos conclusivos, nem conseguiu refutar os experimentos de Brown-Séguard. Sua principal contribuição ao debate sobre herança de caracteres adquiridos foi teórica.

AGRADECIMENTOS

O autor agradece o apoio recebido do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) que possibilitou a realização desta pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAILEY, Liberty Hyde. Neo-Lamarckism and neo-Darwinism. *The American Naturalist*, **28**: 661-678, 1894.
- BALL, William Platt. *Are the effects of use and disuse inherited? An examination of the view held by Spencer and Darwin*. London: Macmillan, 1890.
- BROWN-SÉQUARD, Charles Édouard. On the hereditary transmission of effects of certain injuries to the nervous system. *The Lancet* **1**: 7-8, 1875.
- . Hérédité d'une affection due a une cause accidentelle. Faits et arguments contre les explications et les critiques de Weismann. *Archives de Physiologie Normale et Pathologique*, **24** : 686-688, 1892.
- BULMER, Michael. *Francis Galton: pioneer of heredity and biometry*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2003.
- BUTLER, Samuel. The deadlock of Darwinism. *Universal Review*, 1890. Reproduzido em pp. 275-306, in: BUTLER, Samuel. *Essays on life, art and science*. London: A. C. Fifield, 1908.
- CASTAÑEDA, Luzia Aurélia. Unidades fisiológicas de Herbert Spencer. *Revista da SBHC* (13): 3-8, 1995.
- CHURCHILL, Frederick B. August Weismann and a break from tradition. *Journal of the History of Biology*, **1**: 91-112, 1968.
- CONKLIN, Edwin G. August Weismann. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **54** (220): iii-xii, 1915.

- DETLEFSEN, John Adolph. The inheritance of acquired characters. *Physiological Reviews*, **5** (2): 244-278, 1925.
- DUHEM, Pierre. Salvar os fenômenos. Ensaio sobre a noção de teoria física de Platão a Galileo. Trad. Roberto de Andrade Martins. *Cadernos de História e Filosofia da Ciência* (suplemento 3), 1984.
- DUPUY, Eugène. De la transmission héréditaire des lésions acquises. *Revue des Travaux Scientifiques* **11**: 782-783, 1890.
- ELLIOT, Daniel Giraud. The inheritance of acquired characters. President's address, delivered at the annual meeting of the American Ornithologists' Union, New York, Nov. 18, 1891. *The Auk*, **9** (1): 77-104, 1892.
- GAUTHIER, Peter. Does Weismann's experiment constitute a refutation of the Lamarckian hypothesis? *Bios*, **61** (1/2): 6-8, 1990.
- . Further comments on the interpretation of Weismann's experiment and the Lamarckian hypothesis. *Bios*, **64** (3): 74-75, 1993.
- GUMPERT, Martin. *Trail-blazers of science. Life stories of some half-forgotten pioneers of modern research*. Trad. Edwin L. Shuman. New Yor: Funk & Wagnalls, 1936.
- HÄCKEL, Ernst Heinrich Philipp August. *Generelle Morphologie der Organismen*. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Berlin: Georg Reimer, 1866. 2 vols.
- HESCHL, Adolf. *Das intelligente Genom: über die Entstehung des menschlichen Geistes durch Mutation und Selektion*. Berlin: Springer 1998.
- . *The intelligent genome: on the origin of the human mind by mutation and selection*. Trad. Albert Edward Fulford. Heidelberg: Springer, 2002.
- LIPTON, Bruce H. *The biology of belief. Unleashing the power of consciousness, matter & miracles*. Carlsbad, CA: Hay House, 2008.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Lamarck e as quatro leis da variação das espécies. *Episteme* **2** (3): 33-54, 1997.
- . August Weismann e evolução: os diferentes níveis de seleção. *Revista da SBHC [série 2]* **1** (1): 53-74, 2003.
- . Herbert Spencer e neo-Lamarckismo: um estudo de caso. Pp. 281-289, in: MARTINS, R. de A.; MARTINS, L. A.-C. P.; SILVA, C. C. & FERREIRA, J. M. H. (eds.). *Filosofia e história da ciência no Cone Sul. 3º Encontro*. Campinas: AFHIC, 2004.

- . *A teoria da progressão dos animais de Lamarck*. Rio de Janeiro: Booklink, 2007. (Scientiarum Historia et Teoria, vol. 1)
- MARTINS, Roberto de Andrade. George John Romanes e a teoria da seleção fisiológica. *Episteme*, **11** (24): 197-208, jul./dez. 2006.
- . Os experimentos de Brown-Séquard e a herança de caracteres adquiridos por acidente, na segunda metade do século XIX. *Filosofia e História da Biologia* **3**: 347-376, 2008.
- . El empleo de retórica en la controversia entre Weismann y Spencer acerca de la selección natural y el efecto de uso y desuso. Pp. 533-539, in: MARTINS, Roberto de Andrade; LEWOWICZ, Lucía; FERREIRA, Juliana Mesquita Hidalgo; SILVA, Cibelle Celestino; MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira (eds.). *Filosofia e história da ciência no Cone Sul. Seleção de trabalhos do 6º Encontro*. Campinas: Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul (AFHIC), 2010.
- MAYR, Ernst. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Harvard University Press, 1982.
- . Weismann and evolution. *Journal of the History of Biology* **18** (3): 295-329, 1985.
- OSBORN, Henry Fairfield. Are acquired variations inherited? *The American Naturalist*, **25** (291): 191-216, 1891.
- . The difficulties in the heredity theory. *The American Naturalist*, **26** (307): 537-567, 1892.
- POULTON, Edward Bagnall. August Friedrich Leopold Weismann, 1834-1914. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, **89** (622): xxvii-xxxiv, 1917.
- ROBINSON, Gloria. Weismann, August. Vol. 14, pp. 232-239, in: GILLISPIE, Charlton Colston (ed.). *Dictionary of scientific biography*. New York: Charles Scribner's Sons, 1981.¹⁵
- ROMANES, Ethel. *Life and letters of George John Romanes*. London: Longmans, Green, and Co, 1896.

¹⁵ Existe tradução desta biografia na versão brasileira desta obra: GILLISPIE, Charles Coulston (ed.). *Dicionário de biografias científicas*. Edição brasileira organizada por César Benjamin. Rio de Janeiro: Contraponto, 2007. 3 volumes. A biografia de Weismann está no vol. 3, pp. 2607-2613.

- ROMANES, George John. Mr Wallace on Darwinism. *Science*, **14** (343): 150-155, 1889.
- . *An examination of Weismannism*. Chicago: Open Court, 1896.
- . *Darwin, and after Darwin*. Vol. 2. Post-Darwinian questions. Heredity and utility. Chicago: Open Court, 1897.
- STUBBE, Hans. *History of Genetics from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws*. Trad. T. R. Waters. Cambridge, MA: MIT Press, 1972.
- SPENCER, Herbert. *Principles of biology*. London: Willians and Norgate, 1864-1867. 2 vols.
- TURNER, William. The cell theory, past and present. *Journal of Anatomy and Physiology* **24**: 253-287, 1890.
- WALLACE, Alfred Russel. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. 2 ed. London: MacMillan, 1890.
- WALTER, Herbert Eugene. *Genetics – an introduction to the study of heredity*. 2nd ed. New York: Macmillan, 1924.
- WEISMANN, Friedrich Leopold August. *Essays on heredity and kindred biological problems*. Trad. Edward B. Pouton, Selmar Schönland, Arthur E. Shipley. Oxford: Clarendon Press, 1889.
- . *The germ-plasm. A theory of heredity*. Trad. Newton Parker e Harriet Rönnfeldt. New York: Charles Scribner's Sons, 1893.
- . *Vorträge über Deszendenztheorie*. Jena: Gustav Fischer, 1904 (a). 2 vols.
- . *The evolution theory*. Translated with the author's co-operation by J. Arthur Thomson and Margaret R. Thomson. London: Edward Arnbold, 1904 (b). 2 vols.
- ZIRKLE, Conway. The early history of the idea of the inheritance of acquired characters and of pangenesis. *Transactions of the American Philosophical Society* **35** (2): 91-151, 1946.