

# Richard Goldschmidt e sua ambivalência diante da síntese evolutiva

---

Emilio Lanna\*

Charbel N. El-Hani<sup>∞</sup>

---

## 1 INTRODUÇÃO

Em 1933, Richard Goldschmidt publicou em *Science* um artigo intitulado “Some aspects of evolution” (Alguns aspectos da evolução) (Goldschmidt, 1933), que renunciava argumentos que ele desenvolveria posteriormente em sua obra mais famosa, o livro *The material basis of evolution* (As bases materiais da evolução), publicado em 1940. Nascido em 12 de Abril de 1878 em Frankfurt am Main, na Alemanha, e falecido em 24 de abril de 1958 em Berkeley, Califórnia, Goldschmidt ocupou posição de destaque na comunidade científica de seu tempo. Uma das razões pelas quais ficou célebre reside nas tensões entre suas ideias e a síntese moderna. É em virtude destas tensões que, em seu artigo publicado em 1933, Goldschmidt nos oferece uma interessante perspectiva sobre a construção da síntese moderna aos olhos de um cientista com sentimentos ambivalentes diante dos desenvolvimentos contemporâneos na biologia evolutiva. Esta ambivalência se torna clara quando ele se propõe a discutir seu ceticismo e otimismo em

---

\* Laboratório de Embriologia e Biologia Reprodutiva (LEBR), Instituto de Biologia, Sala 15-A, 2º andar, Rua Barão do Geremoabo, s/n, Campus de Ondina, Universidade Federal da Bahia, Ondina, Salvador, BA, CEP 40170-115. E-mail: emiliolanna@gmail.com

<sup>∞</sup> Laboratório de Ensino, Filosofia e História da Biologia (LEFHBio), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Rua Barão do Geremoabo, s/n, Campus de Ondina, Universidade Federal da Bahia, Ondina, Salvador, BA, CEP 40170-115. E-mail: charbel.elhani@gmail.com

relação ao estado do conhecimento sobre evolução. Enquanto o ceticismo recai sobre uma visão inteiramente gradualista da evolução, o otimismo se refere ao papel do desenvolvimento em processos macroevolutivos. Em ambos os casos, estamos tratando de uma das principais razões pelas quais Goldschmidt ainda é lembrado hoje, suas visões saltacionistas, que se expressam principalmente através de seu conceito do “monstro esperançoso” [*hopeful monster*], que resultaria de macromutações, como ele discute em seu artigo. Estes são argumentos elaborados a partir de uma consideração do papel do desenvolvimento no processo evolutivo, para ele, um ponto da maior importância em discussões futuras sobre evolução, o que justifica o fato de alguns autores, a exemplo de Arthur (2011), o colocarem como um dos predecessores da evo-devo. Mesmo quando rejeitam suas visões saltacionistas, a simpatia dos pesquisadores desse campo por Goldschmidt se reflete nas muitas referências recentes ao seu trabalho. Este reconhecimento chega ao ponto de um dos livros pioneiros da evo-devo, *Embryos, genes and evolution* (Raff & Kaufman, 1983), incluir uma dedicatória a ele.

A vida e obra de Goldschmidt escreveram, em suma, uma página importante da história da Biologia do século XX, embora singrando longe do que seriam as visões ortodoxas do período. Certamente, ele nunca foi uma unanimidade. Mesmo numa memória bastante positiva sobre sua carreira, ressalvas são feitas ao seu trabalho:

Atributos positivos e negativos estavam curiosamente misturados neste grande cientista. O alcance e a penetração de seus *insights* teóricos, a multiplicidade de seus objetos de estudo, a coragem de abandonar noções aparentemente estabelecidas, incluindo algumas propostas por ele mesmo, se colocam lado a lado com a falta de rigor com a qual podia usar observações imperfeitas quando se ajustavam às suas deduções, ou às vezes desconsiderar observações perfeitas quando elas não o faziam. (Stern, 1967, p. 170)

Não obstante tais ressalvas, é um testemunho da relevância de suas ideias o fato de que muitas delas continuam na pauta de discussão da comunidade científica, muitos anos após sua morte.

## 2 TRADUÇÃO<sup>1</sup>: RICHARD GOLDSCHMIDT, *ALGUNS ASPECTOS DA EVOLUÇÃO*

Em seu muito discutido discurso presidencial no encontro de 1914 da Associação Britânica, o grande cético William Bateson concluiu com a seguinte frase: “Com certa relutância e com um senso de dever, devotei grande parte deste discurso a aspectos evolutivos da pesquisa genética. Não podemos perder essas coisas de vista, como por vezes desejamos que o pudéssemos. O resultado, como vocês terão visto, é negativo, destruindo muito do que até pouco tempo passava como norma”. Este ponto de vista negativo foi certamente justificado, até certo ponto, pelos resultados do trabalho mendeliano inicial, que se dirigiu mais para um ceticismo do que para um otimismo evolutivo. Quase vinte anos se passaram desde então, testemunhando um aumento inacreditável no conhecimento dos fatos genéticos. E embora, como diz Bateson, não possamos perder de vista essas coisas, a saber, o aspecto evolutivo da genética, de tempos em tempos geneticistas gostam de deixar suas garrafas [de cultura], gaiolas de criação e sementeiras para rever os avanços dos trabalhos experimentais que dizem respeito aos problemas da evolução. Devo confessar que tenho sido, eu próprio, repetidamente culpado deste pecado nos últimos 15 anos, com o resultado de que a curva das minhas deliberações esteve oscilando entre o otimismo e o ceticismo, e ainda permanece da mesma maneira. Que eu não seja mal entendido: ceticismo não em relação à evolução, a qual considero como um fato histórico, como fazem todos os biólogos; mas ceticismo e otimismo em relação à compreensão dos meios da evolução com base em fatos genéticos.

Todos vocês sabem que a maior parte dos geneticistas de hoje é bastante otimista. A experimentação genética certamente tem mostrado que mudanças súbitas das unidades hereditárias, os genes, chamadas de mutações, ocorrem com frequência suficiente para fornecer

---

<sup>1</sup> GOLDSCHMIDT, Richard. Some aspects of evolution. *Science*, 78: 539-547, 1933.

material para a seleção; que, pelo menos em plantas, mudanças consideráveis, correspondentes à formação do que poderia ser denominada uma nova espécie, podem ser ocasionadas pelos diferentes tipos de arranjos cromossômicos que desempenham papel tão importante na pesquisa genética atual; e a genética pode por direito alegar ter realizado mudanças experimentais de determinadas formas em outras formas diferentes por meios que poderiam ser considerados ocasionalmente efetivos também na natureza; isso é verdadeiro pelo menos para o reino vegetal, mas não para os animais. Além disso, tem sido mostrado que, no fim das contas, a teoria da seleção de Darwin, se apropriadamente aplicada e baseada no conhecimento atual sobre o que Darwin chamou em termos gerais de variação, ainda é o melhor guia para um entendimento de alguns dos caminhos da evolução. Isso significa que, dada uma certa frequência de mutações, as quais produzem pequenas mudanças de uma maneira aleatória, e dada a ação seletiva do ambiente, que elimina certas mutações e deixa que outras passem ou mesmo as favorece, transformações consideráveis são possíveis dentro do tempo disponível para a evolução. Não é a minha intenção estender-me aqui sobre este tópico, que tem sido nos últimos anos tratado repetidamente pelos principais geneticistas. Mas eu não estou ainda satisfeito com a ideia de que esses conjuntos de fatos e conclusões, por mais importantes que sejam, nos contam a história completa; e eu acredito que, especialmente para o reino animal, muito trabalho ainda precisa ser feito antes de podermos ver clara e detalhadamente como teve lugar a evolução, a qual podemos observar em suas grandes linhas como um fato histórico real.

Eu gostaria de discutir, então, algumas das questões fundamentais sobre os primeiros passos da evolução na natureza, com as quais me defrontei no curso de meu próprio trabalho experimental, e então trazer à sua atenção alguns fatos e algumas linhas de pensamento que poderiam ajudar a termos uma compreensão mais profunda de nosso problema.

Quando Darwin falou sobre a origem das espécies, as espécies lineanas pareciam ser unidades muito bem definidas. Nesse meio tem-

po, nós reconhecemos a existência de micro-espécies, de subespécies ou de grupos raciais, e se fôssemos definir as unidades às quais devemos nos referir ao falar sobre a origem das espécies, encontraríamos dificuldades intransponíveis. Em um grupo taxonômico, o que chamamos de uma espécie é dificilmente distinguível da espécie seguinte, enquanto em outro grupo taxonômico as espécies são mais diferentes do que os gêneros encontrados no primeiro. Quando era mais jovem, trabalhei com a histologia fina dos vermes nematódeos *Ascaris lumbricoides* e *A. megalocephala*. Essas espécies, apesar de bem conhecidas por todos os zoólogos como muito parecidas entre si, provaram ser diferentes em praticamente todas as células do seu corpo. Naquela época, eu poderia ter decidido determinar a espécie a partir de uma única célula isolada dos muitos órgãos desses vermes. Comparem isso com a quase completa impossibilidade de distinguir o esqueleto de um leão do de um tigre para que percebam como devemos ter pouca esperança de uma definição apropriada. Na realidade, o único caso de uma diferença taxonômica entre duas formas que pode ser apropriadamente definida é o da diferença entre uma linhagem homozigota de um animal ou uma planta e uma de suas mutações. Então, se estamos falando da formação de espécies, estamos na verdade tratando da origem de formas muito diferentes dentro de um grupo, sem considerarmos suas designações taxonômicas como espécies, gêneros ou mesmo famílias, que são mais ou menos dependentes do julgamento pessoal do taxonomista.

A maior parte do trabalho dos geneticistas é feito com animais e plantas domésticas ou com algumas formas selvagens que fornecem muitas mutações quando cultivadas. A razão óbvia para isso é que espécies naturais ou unidades ainda mais distantes ou são estéreis *inter se* ou produzem híbridos estéreis e, portanto, não se mostram adequadas para os métodos de análise genética por hibridização.

Há somente uma categoria taxonômica sobre a qual a pesquisa genética tem fornecido informação apropriada: são as chamadas raças geográficas [*Rassenkreis*], uma concepção que, em alguns grupos taxonômicos, como as aves e os moluscos, está gradualmente substi-

tuindo o conceito de espécie. Uma raça geográfica é uma série de formas ou subespécies tipicamente diferentes encontradas em diferentes pontos dentro da distribuição geográfica de uma espécie e frequentemente apresenta uma ordem típica de seus caracteres se for arranjada geograficamente. Como os membros terminais de tal grupo podem ser bastante diferentes, surgiu a ideia de que a formação de Raças geográficas seria o início da especiação. A ideia é que membros distantes desse grupo se tornem finalmente isolados e sofram a influência de novas forças seletivas, que levem o curso das próximas mutações para novas direções, rumo à formação de novas espécies e novos gêneros. Além disso, ao passo que se verifica que os caracteres diferenciais dessas subespécies podem ter valor adaptativo, frequentemente se pensa que a influência do ambiente pode ter produzido essas formas. Para citar apenas uma testemunha eminente: Henry Fairfield Osborn numa apresentação recente se colocou muito enfaticamente a favor de tais visões. Escreveu ele:

[...] o princípio Buffon-St. Hilaire da ação ambiental direta tanto sobre o corpo quanto sobre o germe é agora universalmente aceito como uma das principais causas da evolução. Como mostrado nos experimentos de Sumner, ela é diretamente responsável pela especiação em animais como *Peromyscus* (um camundongo-veado, *deer mouse*). Sumner demonstrou positivamente que modificações na cor, na forma e na proporção que podem ser relacionadas à ação direta prolongada do ambiente são hereditárias e, conseqüentemente, verdadeiros caracteres germinativos. Talvez a generalização zoológica mais bem estabelecida nos tempos modernos é que a subespeciação e, em última análise, a completa especiação é o resultado inevitável de mudanças ambientais prolongadas.

Sinto dizer que não posso concordar com o eminente paleontologista, tanto no que diz respeito à natureza evolutiva das subespécies quanto em relação à origem das suas características adaptativas. Na mesma época do trabalho de Sumner sobre *Peromyscus*, eu analisei o caso da variação geográfica da mariposa-cigana *Lymantria dispar*, e devido à grande regularidade do comportamento dessas raças geográficas

ficas com respeito às condições climáticas e também à possibilidade de trabalhar com grandes amostras, eu tive a oportunidade de fazer o que acredito ser a mais completa análise genética de uma raça geográfica. Com efeito, nos pontos em que o trabalho de Sumner e o meu são comparáveis, os resultados são também idênticos, no que diz respeito aos fatos. E eu seria injusto com Sumner se não dissesse que, em sua última revisão de seu trabalho, ele se expressa mais cautelosamente no que se refere às conclusões que Osborn aponta, dizendo: “Embora admitindo a escassez, se não a total falta de evidência direta neste campo, eu ainda me inclino fortemente para a visão de que o processo de seleção natural deve ser suplementado por respostas adaptativas de uma natureza mais direta”.

No entanto, penso que meu próprio trabalho permite obtermos uma posição definitiva sobre ambos os problemas mencionados na frase supracitada de Osborn, a saber, se a formação de subespécies é o começo da especiação e se ações desconhecidas do ambiente são responsáveis pelas características adaptativas da variação geográfica. Sobre o segundo ponto, eu poderia provar que certos caracteres de natureza mais fisiológica apresentam dentro da distribuição geográfica da espécie um gradiente de diferentes condições herdáveis que são perfeitamente paralelas a um gradiente de certas condições climáticas. Para dois desses caracteres, a saber, o comprimento do tempo de hibernação, a chamada diapausa, e a taxa de crescimento larval, poder-se-ia mostrar em detalhes que o tipo hereditário definido encontrado em áreas definidas constitui uma adaptação do ciclo de vida do animal aos ciclos sazonais da natureza. Para mencionar um único exemplo, que é típico de todos os casos similares: em uma região com inverno rigoroso e verão curto, os indivíduos que hibernam seriam dizimados se eclodissem muito cedo; por outro lado, a raça seria dizimada se eclodisse tão tarde que o curto verão não lhe oferecesse tempo suficiente para terminarem seu ciclo de vida. De maneira correspondente, a constituição genética das raças que habitam esta região é tal que uma certa quantidade de calor faz com que o indivíduo ecloda dentro de um curto período de tempo, ao passo que raças que

habitam áreas mais quentes, com inverno ameno, requerem uma quantidade muito maior de calor para o mesmo propósito, também em uma base hereditária. É claro que todas as condições intermediárias imagináveis são também encontradas em suas áreas apropriadas.

Aqui, então, temos uma série de típicas adaptações às condições de uma série de ambientes tipicamente diferentes, e essas adaptações são causadas por constituições diferentes, no que diz respeito dos genes Mendelianos. Mudanças na constituição genética de genes individuais são conhecidas até agora somente na forma de mutações, e nenhum geneticista duvidará, portanto, que também nesse caso as diferentes constituições genéticas das raças, tenham ou não valor adaptativo, são o resultado de mutações e suas recombinações adequadas, que devem ter alguma vez ocorrido, da mesma forma como as mutações observadas no laboratório. Mas o que dizer do lado adaptativo, em nosso caso o paralelo próximo entre detalhes do ciclo de vida controlados por genes que acabamos de mencionar e aqueles dos ciclos sazonais em diferentes regiões? Se não estou enganado, Davenport e Cuénot foram os primeiros a apresentar o princípio da pré-adaptação, o qual, para a maioria, se não para todos os geneticistas, parece fornecer a única ideia plausível em casos como os discutidos aqui. A pré-adaptação significa que adaptações não são originadas nos locais em que são encontradas e também não são causadas por qualquer ação nesses locais; além disso, caracteres adaptativos aparecem como mutações aleatórias, sem nenhuma relação com seu futuro valor adaptativo, como pré-adaptações. Mas essas mudanças permitem ao organismo migrar para novos locais, nos quais se tornarão aptos com base em suas pré-adaptações. Aplicado ao nosso caso, isso significaria que, em meio à população no ambiente original, estavam presentes mutações que produziam diferentes condições relacionadas aos caracteres adaptativos, em nosso exemplo, mutações que prolongam ou encurtam a duração herdada do período de hibernação. Tais formas mutadas estavam pré-adaptadas a outro ambiente. Trazidas por acaso para outro ambiente com um ciclo sazonal similarmente diferente, elas foram capazes de se estabelecer. É desnecessário dizer,



então, que devemos considerar tais mutações pré-adaptativas como um pré-requisito para a dispersão de uma espécie para novas áreas com condições diferentes, que seriam inacessíveis à forma original, e, portanto, também à formação de raças geográficas ou subespécies; e, além disso, serão os caracteres fisiológicos, não os caracteres visíveis, que serão de importância primária neste caso. No meu material, *Lj-mantria*, na realidade a diversidade de caracteres fisiológicos é consideravelmente maior dentro da raça geográfica do que a diversidade de formas que o taxonomista poderia reconhecer.

Posso finalmente mencionar dois fatos que mostram o princípio em ação em nosso material. Todo norte-americano sabe que algumas lagartas da mariposa-cigana que foram lançadas para fora da janela do Sr. Trouvelot duas gerações atrás se estabeleceram muito bem em Massachusetts. À luz de nosso trabalho, seu ciclo de vida hereditário deveria ser bem pré-adaptado ao ciclo sazonal de Massachusetts. A mesma mariposa foi introduzida na Inglaterra um bom número de vezes, mas nunca se estabeleceu, em minha opinião somente pela falta de pré-adaptação ao ciclo sazonal. O segundo fato é o seguinte: alguns anos atrás, eu consegui produzir com sucesso mutações em *Drosophila* pela ação de altas temperaturas. O geneticista japonês Y. Tanaka me informou, na época, que ele teve sucesso em produzir mutações em bichos-da-seda por um método similar, aplicado em um estágio definido. Eu então tratei ocasionalmente a mariposa-cigana de uma forma similar. Uma mutação que foi produzida fez com que as lagartas jovens eclodissem sem hibernação. Dentro da distribuição atual da mariposa, tal mutação, se ocorresse na natureza, seria absolutamente letal, porque em um clima moderado não haveria qualquer possibilidade de terminar uma segunda geração antes que o inverno comesse. Mas se introduzida num clima tropical, a mesma mutação poderia permitir o estabelecimento da forma, que de outro modo seria improvável. Eu não duvido, então, que o lado adaptativo dos fatos da variação geográfica deva ser explicado a partir de bases genéticas comuns, a saber, mutações aleatórias de natureza pré-adaptativa dentro de uma população e subsequente migração e sobrevivência

numa outra área adequada. Devo adicionar, finalmente, que nosso material não é o único exemplo, mas que Brown encontrou desde então um caso similar em dafnídeos e que também o trabalho de Turrison sobre ecoespécies de plantas se encaixa perfeitamente nessas linhas.

Vamos nos voltar agora para o outro problema mencionado acima e respondido de modo afirmativo por Osborn e provavelmente pela maioria dos taxonomistas: a formação de subespécies geográficas é o começo da especiação? Meu próprio trabalho teve início com a ideia de provar que a resposta seria sim. Como eu já apresentei no *Congresso Internacional de Genética* do ano passado, os resultados da análise me levaram a concluir que a resposta é não. As diferentes subespécies nas diferentes regiões ocupadas pela espécie são geneticamente diferentes em muitos caracteres. A maioria destas diferenças é encontrada na forma de gradientes quantitativos que correm em paralelo a características bem definidas das condições climáticas. Mas a série de mudanças locais com respeito a um caráter não é exatamente paralela àquelas de outros caracteres, de forma que, em uma dada área, um caráter hereditário e diferencial poderia ser encontrado por toda a área, enquanto um outro seria subdividido em três tipos, e um outro, em mais tipos. Mas eu não pude encontrar um caráter ou uma combinação de caracteres subespecíficos que poderia ser interpretada como se estivesse saindo dos limites de uma espécie em direção a uma outra.

Dentro da mesma região, existem outras duas espécies do mesmo gênero que mostram praticamente o mesmo ciclo de vida e que devem estar adaptadas às mesmas características gerais da região. Mas elas são diferentes em praticamente todos os detalhes de sua forma, estrutura, larva e até mesmo em seu tipo de variação genética. É claro que essas diferenças poderiam ser adaptativas em algum sentido. Mas aqui está a grande diferença: os diferentes caracteres adaptativos das subespécies são de natureza quantitativa e mostram um caráter mais-menos. Por exemplo, encontramos uma diapausa mais longa em regiões mais quentes e mais curta em regiões mais frias, e, similarmente,

diferentes taxas de desenvolvimento, diferentes tamanhos, graus de pigmentação etc. A adaptação às condições locais tem lugar, então, por mudanças genéticas de natureza quantitativa dentro dos caracteres típicos da espécie e, como posso agora adicionar, seguem nas mesmas direções das reações não-herdáveis ao ambiente. As diferentes espécies, entretanto, podem solucionar um mesmo problema adaptativo utilizando métodos completamente diferentes. Por exemplo, a espécie *Lymantria dispar*, a mariposa-cigana, deposita seus ovos na sombra, sobre superfícies de madeira ou pedra, e os cobre com uma massa de fios que se assemelha a uma esponja, sendo o problema em questão prover condições adequadas para a hibernação, especialmente relacionadas à umidade. A espécie intimamente aparentada, *L. monacha*, deposita seus ovos sem cobertura em fendas na casca de árvores, e uma outra espécie, *L. mathura*, ainda na mesma área, os deposita embaixo da casca e dentro de uma massa parecida com cimento. É claro que, dentro dos sistemas genéticos diferentes representados pelas espécies aparentadas, tipos paralelos de variação genética, subespeciação, podem ser encontrados, como já é bem conhecido. Por exemplo, muitas espécies de roedores podem apresentar formas pálidas no deserto e muitas espécies de aves apresentam subespécies com cores mais brilhantes em climas mais quentes. Mas em outros casos até mesmo a tendência de variação genética pode ser diferente: *Lymantria monacha* tende para a formação de formas melânicas, *L. dispar* não. Essas duas espécies são capazes de dispersão por todas as regiões temperadas através de mudanças adaptativas adequadas, mas não para os trópicos, enquanto a espécie proximamente aparentada *L. mathura*, que habita certas regiões junto com a primeira, se dispersa para os trópicos, mas não para regiões frias.

Estou perfeitamente consciente dos perigos da generalização a partir de um único caso, mesmo o melhor conhecido. Sei também das objeções a essas conclusões, por exemplo: existem raças geográficas [*Rassenkreis*] nas quais os membros mais distantes podem ser tão diferentes que, em caso de isolamento, eles poderiam tornar-se o ponto de partida para desenvolvimentos inteiramente novos, na direção de

uma outra espécie. Examinando com cuidado os fatos acerca das diferenças típicas dentro de uma raça geográfica, não posso ver por que o isolamento de dois membros de uma raça geográfica poderia fornecer melhores chances para novos desenvolvimentos do que o isolamento de indivíduos dentro de uma subespécie: as mudanças necessárias para a formação de uma nova espécie são tão grandes que diferenças relativamente pequenas das subespécies dificilmente contrariam como um ponto de partida. E não posso evitar confessar que, após tentar me familiarizar com o material do taxonomista, o ponto de vista cético derivado da minha própria análise genética não pôde ser abalado. Não há, em minha opinião, qualquer fato confiável conhecido que poderia forçar-nos a assumir que a variação geográfica ou a formação de subespécies tenha coisa alguma a ver com a especiação; os resultados da análise genética e de uma avaliação sóbria de outros fatos estão positivamente em contradição com essa suposição.

Acabamos de mencionar o fato de que diferentes espécies e, de fato, também membros de diferentes famílias podem apresentar uma tendência de formação de mutações comparáveis e séries paralelas de subespécies, que são, acima de tudo, combinações de mutações filtradas através da peneira da aptidão ao ambiente. É conhecido que especialmente Vavilov fez desses fatos a base de considerações evolutivas. Mas também mencionamos que espécies próximas podem mostrar tendências diferentes de variação genética. E isso nos leva a um ponto que, acredito, será considerado da maior importância em discussões futuras sobre evolução. A transformação de uma espécie em outra é possível somente se mudanças permanentes ocorrerem na constituição genética, e se as formas alteradas suportarem o teste da seleção. Ambos os pontos têm sido colocados há muito tempo no primeiro plano das discussões evolutivas. Mas há um terceiro ponto, frequentemente negligenciado, que reside, eu penso, na base de todo o problema, a saber, a natureza do sistema desenvolvimental do organismo que passa pela mudança evolutiva. O surgimento de uma forma genética, não importa se a chamamos de espécie ou gênero, que seja consideravelmente diferente das formas ancestrais, requer

que um considerável número de processos desenvolvimentais entre o ovo e o adulto sejam alterados, de modo a levar a uma nova organização. Entretanto, o desenvolvimento dentro de uma espécie segue, como nós sabemos, um caminho consideravelmente limitado. Os processos desenvolvimentais individuais são tão cuidadosamente entrelaçados e tão ordenados no tempo e no espaço que o resultado típico somente é possível se todo o processo de desenvolvimento for posto em ação e realizado, em cada caso, sobre a mesma base material, o mesmo substrato e sob o mesmo controle pelo plasma germinativo ou pelos genes. Segue disso que mudanças neste sistema desenvolvimental que levem a novas formas estáveis somente são possíveis se elas não destruírem ou interferirem no progresso ordenado dos processos desenvolvimentais. É claro, todo mundo sabe que esta é a razão pela qual a maioria das mutações são letais. Mas nem todo mundo tem em mente que aqui também tocamos em um dos pontos básicos do problema da evolução. A natureza e a dinâmica dos processos desenvolvimentais do indivíduo deveriam, se conhecidas, nos permitir formar certas noções a respeito das possibilidades das mudanças evolutivas.

Até onde posso ver, existem duas noções gerais sobre o entendimento causal do desenvolvimento individual que são de importância para o problema que está sendo discutido. Uma é a noção, que tenho tentado desenvolver a partir de evidências experimentais, de que a ação dos genes que controlam o desenvolvimento deve ser compreendida em termos de uma operação por meio do controle das reações de velocidades definidas, adequadamente em consonância uns com os outros e, assim, garantindo que o mesmo evento sempre ocorra no mesmo tempo e no mesmo lugar, como trabalhado em detalhes na minha teoria fisiológica da hereditariedade. A segunda noção deriva dos resultados da embriologia experimental. Ela nos diz que dois tipos de diferenciação estão intimamente entrelaçados durante o processo de desenvolvimento, a saber, diferenciação independente e dependente. A diferenciação independente significa que, uma vez que um processo de diferenciação tenha sido iniciado dentro de um órgão

ou uma parte de um embrião, ele ocorrerá mesmo se estiver completamente isolado do resto; a diferenciação dependente, entretanto, requer a presença e a influência de outras partes do embrião para uma diferenciação ordenada. Se, por exemplo, o grupo de células que é considerado o primórdio de um olho no embrião de um vertebrado for removido de seu local adequado, ele ainda será capaz, não obstante, de desenvolver-se em um olho. No entanto, se a parte da pele da cabeça que irá formar o cristalino do olho for isolada, o cristalino não será formado, porque a presença do olho é necessária para a determinação de um cristalino. Tais são as duas noções gerais, que juntas descrevem razoavelmente bem os fundamentos do desenvolvimento controlado por genes, a saber, a noção que considera o desenvolvimento como uma série de reações desenvolvimentais relacionadas de modo ordenado e com velocidades definidas, apropriadamente em sintonia umas com as outras, e a noção de diferenciação dependente e independente. Em conjunto, ambas nos permitirão discutir algumas das possibilidades da mudança evolutiva, conforme vista da perspectiva do desenvolvimento estável e ordenado.

Vamos começar com um fato experimental. Já é conhecido há um bom tempo que é possível alterar a aparência de certas borboletas por procedimentos experimentais adequados dentro de um período sensível do desenvolvimento, de forma que elas não podem ser distinguidas de subespécies geográficas herdáveis encontradas na natureza em outras regiões. Se, por exemplo, a pupa jovem da borboleta cauda de andorinha [*swallow-tail butterfly*] da Europa Central for tratada com temperaturas extremas, alguns indivíduos que eclodirão não serão distinguíveis das formas típicas que habitam a Palestina. É claro que os traços característicos não são herdáveis no primeiro caso, mas estritamente herdáveis no último. Estes e outros fatos similares têm sido estendidos de muitas maneiras, também a casos de mutações genéticas comuns. Por exemplo, eu fui capaz de produzir em experimentos similares com *Drosophila* traços não herdáveis semelhantes a muitas mutações bem conhecidas. Eu não duvido, tampouco, que seria possível realizar o mesmo experimento com qualquer mutação

conhecida, se o método adequado pudesse ser encontrado. Em termos gerais, isso significaria que as mudanças genéticas que ocorrem mais frequentemente, chamadas de mutações, alteram certos processos de desenvolvimento em uma direção que se encontra dentro do espectro ordinário de mudanças que poderiam ocorrer dentro do sistema desenvolvimental sob influências puramente ambientais. É muito simples explicar isso com base na suposição de que, nos processos desenvolvimentais em questão, velocidades de reação estão envolvidas; as influências externas em questão mudam a taxa de alguma reação ou sistema de reações subjacente à diferenciação do caráter em questão e a mutação que produz o mesmo efeito fenotípico é uma mudança em um gene que controla a mesma reação de diferenciação, com o efeito de uma mudança correspondente na velocidade da reação.

É perfeitamente claro, então, que, dentro de sistemas de desenvolvimento similares, representados por formas taxonomicamente aparentadas, os mesmos tipos de mudanças mutacionais, mutações paralelas, terão maior chance de não serem letais, porque em tal sistema de reações inter-relacionadas e em sintonia exata, somente pequenas mudanças na taxa de processos individuais que não interfiram com as outras serão possíveis. E há uma outra consequência: se há somente poucos caminhos livres para a ação de mudanças mutacionais que não minem a ordem de todo o sistema adequadamente balanceado de reações, a probabilidade de que mutações repetidas sigam na mesma direção, sendo ortogênicas, é bastante alta. Ortogênese significa que a evolução, uma vez iniciada, procede exatamente na mesma direção até que, por vezes, formas extremas evoluem que levam à extinção de toda uma linhagem. Paleontólogos descobriram os mais belos exemplos desse tipo, fatos que qualquer teoria da evolução tem que considerar. Muitas teorias têm sido propostas para explicar tais fatos. Nós apontamos há muito tempo e ainda sustentamos que a ortogênese não é o resultado da ação da seleção ou de uma tendência mística, mas uma consequência necessária da maneira como os genes controlam o desenvolvimento ordenado – uma maneira

que torna somente umas poucas direções disponíveis para as mudanças mutacionais, direções que, uma vez iniciadas e se não sofrerem ação de seleção negativa, serão continuadas. Eu não entrarei nos detalhes puramente genéticos de tal situação. Mas vale mencionar que recentemente alguns jovens paleontólogos (Beurlen, Schindewolf, Kaufmann) adotaram essas visões. Isto é de fato bastante gratificante, porque o problema da ortogênese tem sido sempre uma pedra no meio do caminho para um entendimento entre geneticistas e paleontólogos.

Neste ponto, temos de pensar na segunda noção mencionada anteriormente, a respeito do controle geral da diferenciação embrionária, isto é, diferenciação dependente e independente. É óbvio que processos de desenvolvimento dependentes são tão intimamente relacionados com a totalidade do desenvolvimento normal que mudanças mutacionais dentro deles dificilmente podem levar a um organismo normal. Deve-se esperar, portanto, que mutações bem sucedidas com eventual valor evolutivo ajam sobre aqueles processos desenvolvimentais que não são, por si mesmos, indutivos de passos seguintes importantes. Isso significa que mutações viáveis no reino animal estarão relacionadas principalmente a processos terminais de diferenciação embrionária, afetando o organismo somente após as características da espécie terem sido estabelecidas.

Mas e o que dizer da possibilidade de mudanças mutacionais ocasionais bem sucedidas que ajam sobre processos desenvolvimentais iniciais? Poderia tal mudança, se for possível sem romper com a sequência ordenada do desenvolvimento como um todo, não ter a consequência de mudar de uma só vez toda a organização e atravessar num único passo a lacuna entre formas taxonômicas muito diferentes? Vamos considerar por um momento tal ideia, que aponte há bastante tempo, como uma consequência lógica de minhas visões sobre o desenvolvimento controlado por genes e que apareceu repetidamente na literatura evolutiva (por ex., De Beer, Haldane, Huxley). Novamente, a mudança mutacional que mais provavelmente gera um organismo normal é uma mudança na taxa típica de certos processos



desenvolvimentais. É claro, na maioria dos casos, tal mudança de um processo parcial levaria à produção de monstruosidades e, de fato, Stockard tem sempre defendido tal causa para muitas monstruosidades. Mas não devemos esquecer que o que parece hoje um monstro será amanhã a origem de uma linhagem de adaptações especiais. O *dachsbund* e o buldogue são monstros. Mas os primeiros répteis com pernas rudimentares ou espécies de peixes com cabeças de buldogue também foram monstros. De maneira correspondente, nós certamente sabemos de muitos casos de alterações mutacionais da taxa de certos processos desenvolvimentais que levam a resultados não viáveis, por exemplo, lagartas com antenas nas pupas, larvas de besouros com asas e casos similares das chamadas pro- e opistotelias. Mas não posso ver qualquer objeção à crença de que, ocasionalmente, apesar de isso ser extremamente raro, tal mutação poderia agir em um dos poucos caminhos de diferenciação abertos e realmente iniciar uma nova linhagem evolutiva. Vamos assumir uma mudança mutacional na taxa de diferenciação do broto do membro de um vertebrado, como exemplo do que acabamos de mencionar. O fato consequente de que o órgão se tornaria mais rudimentar provavelmente não interferiria com o desenvolvimento ordenado do organismo. Aqui, então, um caminho estaria aberto para uma mudança evolutiva considerável em um único passo básico, desde que a nova forma pudesse sobreviver ao teste da seleção, e que pudesse ser encontrado um nicho ambiental apropriado, ao qual a monstruosidade recém formada fosse pré-adaptada e no qual, uma vez ocupado, outras mutações pudessem melhorar o novo tipo. E, além disso, a possibilidade para uma linhagem ortogenética na qual os membros se tornam rudimentares seria uma consequência adicional, em concordância com o que ouvimos antes. É claro, estas são especulações, das quais podemos somente desfrutar ocasionalmente, uma vez que infelizmente ainda não há uma forma visível de abordar tais problemas com os métodos da genética. Mas, enquanto isso, alguns *insights* importantes já podem ser adquiridos de trabalhos puramente morfológicos, como o de Sewer-

tzoff, ou trabalhos experimentais similares ao trabalho de Twitty sobre olhos rudimentares.

Na melhor das hipóteses, tais mutações viáveis relativas às taxas dos processos desenvolvimentais iniciais devem ser raras, mesmo quando os processos envolvidos não são tão intimamente interrelacionados com a totalidade do desenvolvimento, como no caso da diferenciação de apêndices. A chance é ainda menor se tentarmos imaginar mudanças na diferenciação que têm consequências para todo o desenvolvimento. Deixemos nossa imaginação correr solta por um instante e consideremos o evento possível de três mudanças do tipo sob consideração mais e mais violentas e, portanto, menos e menos prováveis, produzidas por uma mutação viável que age sobre a diferenciação embrionária inicial por meio de mudanças nas taxas relativas de desenvolvimento. D'Arcy Thompson mostrou que formas extremamente diferentes de órgãos ou de organismos inteiros podem ser geometricamente transformadas umas nas outras por uma transformação cartesiana do sistema de coordenadas. Traduzido para a linguagem filogenética, isso significa que efeitos evolutivos imensos poderiam ser produzidos pela mudança de taxas de crescimento diferencial de todo o corpo ou de um órgão em um ponto inicial do desenvolvimento, com todos os efeitos secundários necessários de tal mudança. Eu poderia imaginar, e de fato apontei, que uma única mutação envolvendo a taxa de uma das reações importantes conectadas ao crescimento, agindo sobre o princípio fundamental subjacente às transformações de Thompson, poderia iniciar uma linhagem evolutiva perfeitamente nova, levando de uma só vez para longe da forma original e sendo capaz de ser completada pelo desenvolvimento ontogenético dentro do novo caminho que foi disparado. Ou um outro exemplo: existem inúmeros casos conhecidos nos quais nenhuma forma intermediária entre duas formas extremamente diferentes é imaginável. Considere, por exemplo, os peixes pleuronectídeos, os linguados e seus parentes, achatados em um dos lados, os olhos deslocados durante o desenvolvimento embrionário para o mesmo lado com todas as subseqüentes assimetrias do crânio, das nadadeiras, dos

músculos. Cuénot expressou há muito tempo sua convicção de que nenhum acúmulo lento de variações e seleções é necessário para explicar a origem de tais formas. Existem peixes achatados simétricos que tem o hábito de descansar deitados sobre um dos lados. Dado o arranjo apropriado dos músculos dos olhos e do septo interorbital do crânio, somente um único passo seria necessário para iniciar a migração do olho, todo o resto das transformações sendo consequências necessárias desse primeiro passo. Eu não posso deixar de concordar com Cuénot e adicionar que, no momento apropriado na linhagem evolutiva, uma única mutação relacionada à taxa de certos processos embrionários do tipo que ordinariamente produz um monstro pode ter gerado uma monstruosa nova família com todas as suas características essenciais e pré-adaptadas a certos modos de vida. É claro que a diferenciação adicional, a lenta elaboração evolutiva dos detalhes, seria produzida por novas mutações de diferentes tipos, incluindo também outros passos grandes, bem como acúmulos de pequenas mutações, sob influência da seleção.

Um terceiro exemplo, que eu tenho repetidamente usado para explicar a ideia geral, parece ainda mais fantástico. Consideremos uma das mais famosas linhas de transformação que a anatomia comparada de vertebrados trouxe à tona: a série de transformações dos arcos viscerais. Acredito que esses fatos constituem uma das mais bonitas provas da evolução; e, além disso, acredito que sua análise pelos métodos da anatomia comparativa é uma das maiores conquistas do pensamento biológico, apesar de alguns biólogos atuais estarem mais inclinados a preferir o experimento mais insignificante a tal peça de magistral análise morfológica. No caso do esqueleto visceral, vemos, por exemplo, que o osso hiomandibular dos peixes perde sua função como elemento conectivo entre a mandíbula e o crânio e é transformado em um ossículo auditivo situado dentro do crânio, que desempenha um importante papel na transmissão do som, uma transformação que acontece ao mesmo tempo do surgimento da membrana timpânica como uma adaptação à vida terrestre. Nessa transformação, dois passos principais são observados: primeiro, a formação de uma

nova conexão entre o crânio e a mandíbula, excluindo assim o osso hiomandibular da sua função inicial; segundo, o surgimento da membrana timpânica nessa região e a inclusão do osso hiomandibular na cavidade da orelha, com a mudança de sua função para aquela de um ossículo auditivo. O primeiro passo é encontrado nos peixes crossopterígeos, o segundo em anfíbios. Em ambos os casos, uma transformação lenta pelo acúmulo de mutações vantajosas é difícil de imaginar. Não existem etapas possíveis entre o nada e uma membrana timpânica e também não há quaisquer passos entre dois tipos de articulação da mandíbula com o crânio. Mas eu não posso encontrar muita dificuldade na ideia de que o passo decisivo foi decorrente de uma única mutação afetando a taxa relativa de diferenciação da extremidade craniana do arco hióide, de onde deriva o osso hiomandibular, com o efeito de forçar que essas partes, deixadas para trás no desenvolvimento, se situem em novos ambientes e conexões, onde desenvolvimentos futuros poderiam fazer uso delas com propósitos muito diferentes. Tentar trabalhar essa ideia em detalhes não teria certamente qualquer utilidade e seria pura especulação. Mas penso que podemos entender o princípio geral no qual ela se baseia. É claro, não existe uma forma visível de atacar tal problema pelos métodos da pesquisa genética. Mas eu não estou tão certo de que isso significa que não podemos atacá-lo de modo algum.

No começo desta apresentação, eu disse que minha mente, como a de muitos geneticistas, está oscilando entre o ceticismo e o otimismo no que diz respeito às visões sobre os meios da evolução, conforme derivadas do trabalho genético. Eu agora apresentei a vocês exemplos de ambos os estados mentais: primeiro, um pouco de ceticismo a respeito do papel que a formação de raças geográficas ou subespécies pode ter desempenhado na evolução; e então um pouco de otimismo ao tentar mostrar que o sistema fisiológico subjacente ao desenvolvimento ordenado, sobre a base da constituição genética, permite que alguns passos evolutivos maiores sejam entendidos como mudanças repentinas por mutações únicas relativas à taxa de certos processos embrionários. Mas qualquer um que tente formular visões

sobre os meios da evolução com base no conhecimento real dos fatos deve estar consciente de que novos fatos, que podem forçar nossas ideias por canais bastante diferentes, podem vir à luz em qualquer tempo. Portanto, eu gostaria de retornar no fim desta apresentação aos resultados da experimentação real e de chamar a sua atenção para algumas novas linhas de experimentos que talvez venham finalmente a influenciar consideravelmente nossas concepções gerais.

Alguns anos atrás descobri, como já mencionei, que é possível produzir mutações genéticas pela ação de temperaturas extremas em doses quase letais. Infelizmente, ainda existe um elemento desconhecido na técnica desses experimentos que faz com que o sucesso seja dependente de algumas condições que ainda não foram isoladas. O progresso nessa linha de pesquisa é, portanto, lento. Um dos resultados mais surpreendentes desse trabalho foi o de que, numa série de experimentos, algumas mutações foram sempre produzidas repetidamente. Jollos, que deu continuidade a esse trabalho, obteve resultados similares, mas em seus experimentos outras mutações foram preponderantes e também apareceram mais de uma vez. Eu então repeti os experimentos e, em culturas bem sucedidas, obtive agora as mesmas mutações que apareceram também nas culturas de Jollos. Assim, parece haver uma relação entre o estímulo, talvez também o material, e o tipo de resposta genética. Ainda há outro resultado interessante. Eu já mencionei que, em tais experimentos, é produzido um bom número de mudanças fenotípicas que lembram mutações bem conhecidas, mas são da natureza de modificações não herdáveis. Em uns poucos exemplos, foram encontrados casos nos quais os próprios animais tratados mostraram tal mudança visível, a saber, a cor escura do corpo, e nos quais a prole dos mesmos animais mostrou o mesmo fenótipo como mutação. A explicação que teve de ser dada para tal caso da chamada indução paralela foi que simplesmente houve uma sobreposição aleatória de dois fenômenos independentes, a produção de uma modificação e de uma mutação do mesmo fenótipo; isso poderia tornar-se possível com base no pressuposto supracitado de

que, em ambos os casos, o mesmo processo desenvolvimental foi alterado ou por ação ambiental ou por ação gênica.

Mas ainda havia alguns fatos estranhos. Eu observei que mudanças não herdáveis típicas que lembravam em aparência mutações herdáveis, e que sempre eram encontradas em moscas que haviam sido tratadas com calor durante estágios larvais definidos, se tornavam diferentes, se os detalhes do tratamento fossem alterados. Por exemplo, com um tipo de tratamento, uma certa peculiaridade na forma da asa era produzida; com outro tipo de tratamento, a maioria dos indivíduos alterados apresentava um tipo muito diferente de forma de asa. Em experimentos recentes, Jollos, que teve a mesma experiência, pôde adicionar alguns fatos muito interessantes. Nas linhagens com tratamento ordinário, as mutações mais frequentes foram aquelas da cor do corpo, denominada cor de fuligem [*sooty*], e da cor do olho, chamada de eosina. Se o tratamento usual fosse substituído por um com calor seco, as variações não herdáveis que apareciam nos animais tratados eram de um tipo diferente daquele que era usual. Tornavam-se predominantes moscas com asas estendidas, com asas recurvadas, com asas assimetricamente encurtadas e com asas escalpeliformes. Jollos continuou tratando a prole normal dessas linhagens com o mesmo método e durante as gerações seguintes um número de mutações apareceu, algumas repetidamente; e entre essas estavam as mutações, cujos fenótipos são idênticos às supracitadas variações não herdáveis produzidas na mesma linhagem: estendida, recurvada, escalpelóide e asas assimetricamente encolhidas. É claro, isso nada tem a ver com uma herança de caracteres adquiridos; as mutações apareceram em meio à prole de indivíduos normais. Há agora um total de sete casos em que uma mutação foi produzida nas mesmas linhagens em que exatamente o mesmo fenótipo ocorre frequentemente como uma modificação não herdável, como consequência do mesmo tratamento. Entre esses sete casos, um dos quais foi encontrado por mim mesmo e o os outros por Jollos, há uma mutação que antes foi observada somente uma vez em todos os trabalhos com *Drosophila* e outras duas que nunca haviam sido observadas.

Estes são certamente fatos interessantes, que poderiam levar a estranhas consequências. Pessoalmente, desejo esperar futuros resultados antes de tirar conclusões. Jollos, que ainda não publicou os resultados que eu citei, me permite mencionar que ele está inclinado a derivar a seguinte interpretação: os genes produzem dentro do protoplasma coisas ativas que são da mesma constituição dos próprios genes. Ambos reagirão da mesma maneira em consequência das condições externas, mas aqueles dentro do protoplasma mais facilmente do que aqueles protegidos dentro dos cromossomos. Tal visão, é claro, levaria a muitas consequências interessantes. Devemos, no entanto, pôr de lado o assunto com a menção dos fatos reais, que um dia podem ser de grande importância não apenas para problemas de genética especial, mas também para discussões acerca da evolução.

O título desta palestra foi: “Alguns aspectos da evolução”. Mas como eu disse no início, isso não significa que a ideia de evolução em si mesma, que todos os biólogos consideram um fato histórico, deveria estar sob discussão, mas sim alguns dos caminhos e meios pelos quais a natureza torna possível a transformação das espécies. Os três aspectos que eu escolhi abordar foram, primeiro, um aspecto no qual eu tive que expressar ceticismo a respeito de crenças bem estabelecidas. Eu tentei mostrar, com base em muitas evidências experimentais, que a formação de subespécies ou raças geográficas não é um passo na direção da formação de espécies, mas somente um método que permite a dispersão de uma espécie para ambientes diferentes por formar mutações pré-adaptativas e combinações das tais mutações, as quais, entretanto, sempre permanecem dentro dos limites da espécie. O segundo aspecto que eu discuti foi um em que me sinto novamente otimista. Tentei enfatizar a importância dos métodos do desenvolvimento embrionário normal para a compreensão das mudanças evolutivas possíveis. Eu tentei mostrar que uma evolução ortogenética direcionada é uma consequência necessária do sistema embrionário, que permite somente certos caminhos de transformação. Eu enfatizei também a importância de mutações raras, mas com consequências extremas, que afetam as taxas de processos embrionários decisivos

que poderiam gerar o que alguém poderia chamar de monstros esperançosos, monstros que poderiam iniciar uma nova linhagem evolutiva se preenchessem algum nicho ambiental desocupado. Finalmente, discuti um terceiro aspecto do problema, dessa vez sob o slogan da observação cautelosa, a saber, de novas linhas da pesquisa genética sobre o problema da mutação e, por conseguinte, também da evolução. Com essas discussões, nós certamente tocamos somente em uma pequena fração dos numerosos problemas da evolução. Mas, se tentássemos visualizar todas as contribuições que a ciência da genética recentemente fez nessa direção, nós poderíamos chegar a dizer que nossa compreensão sobre um dos mais complexos problemas biológicos está constantemente crescendo. O progresso da ciência segue o curso de uma curva ondulada ascendente, mas vagarosa, sempre com vales recorrentes. Mas, vistas de uma certa distância, as ondas desaparecem e somente a tendência ascendente permanece visível. Tal é o caso com o nosso conhecimento dos métodos e meios da evolução.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARTHUR, Wallace. *Evolution: a developmental approach*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011.
- GOLDSCHMIDT, Richard. Some aspects of evolution. *Science*, **78**: 539-547, 1933.
- STERN, Curt. *Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958): a biographical memoir*. Washington, DC: National Academy of Sciences, 1967.
- RAFF, Rudolf A.; KAUFMAN, Thomas C. *Embryos, genes and evolution: the developmental genetics basis of evolutionary change*. New York, NY: Macmillan, 1983.

**Data de submissão:** 09/04/2013

**Aprovado para publicação:** 30/06/2013