

# Os estudos matemáticos de Herbert Spencer Jennings e Raymond Pearl sobre herança mendeliana em populações (1912-1917)

Waldir Stefano \*

**Resumo:** Este trabalho descreve e analisa algumas das contribuições de Herbert Spencer Jennings (1868-1947) e Raymond Pearl (1879-1940) sobre genética de populações. Ambos aceitavam a genética mendeliana e procuraram analisar matematicamente como seriam as mudanças genotípicas em uma população submetida a endocruzamento, com o passar do tempo. Um dos objetivos desses estudos era determinar até que ponto uma população tende a se tornar pura (homozigótica) ou não, de acordo com diferentes hipóteses. Publicaram vários trabalhos sobre o assunto, entre 1912 e 1917, que tiveram alguma repercussão e que estimularam o trabalho de outros pesquisadores na mesma linha de pesquisa teórica. Esses trabalhos não são mencionados em algumas obras sobre história da genética, como as de Sturtevant e Mayr. São citados, mas apresentados como desprovidos de importância por Provine. Pode-se dizer que as pesquisas teóricas de Jennings e Pearl representaram passos relevantes no estudo de genética mendeliana de populações. Eles estabeleceram questões e esboços de respostas para grandes problemas da genética de populações que foram desenvolvidos por autores posteriores.

**Palavras-chave:** história da genética de populações; Jennings, Herbert Spencer; Pearl, Raymond

## The mathematical studies of Herbert Spencer Jennings and Raymond Pearl about Mendelian inheritance in populations (1912-1917)

**Abstract:** This paper describes and analyzes some of the contributions of Herbert Spencer Jennings (1868-1947) and Raymond Pearl (1879-1940) on population genetics. Both accepted Mendelian genetics and tried to analyze mathemati-

---

\* Professor da Universidade Presbiteriana Mackenzie; Universidade Cruzeiro do Sul; Doutorando do Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo (PUC-SP). Rua Professor Pedreira de Freitas, 1485, CEP: 03312-052, São Paulo, SP. E-mail: stefano@mackenzie.br

cally the genotypic changes that would happen in a population submitted to inbreeding. One of the goals of these studies was to determine the extent to which a population tends to become pure (homozygous) or otherwise with the passage of time, according to different assumptions. They published several papers on the subject, between 1912 and 1917, that produced some response and that stimulated the work of other researchers in the same line of theoretical research. Their papers are not mentioned in some works on the history of genetics, such as those of Sturtevant and Mayr. They are cited, but presented as devoid of importance, by Provine. We can say that the theoretical research of Jennings and Pearl were relevant steps in the study of population genetics of Mendelian inheritance. They established relevant questions and provided preliminary answers to some major problems of population genetics that were developed by later authors.

**Keywords:** history of population genetics; Jennings, Herbert Spencer; Pearl, Raymond

## 1 INTRODUÇÃO

Depois da publicação do livro *Origin of species* (1859) de Charles Darwin (1809-1882), muitos investigadores acreditavam que a seleção natural não era suficiente para produzir uma diversidade nas espécies (Plutinsky, 2002, p. 1). As concepções de Darwin sobre hereditariedade foram criticadas, e no início do século XX a teoria mendeliana começou a se firmar e influenciar as discussões sobre evolução. Gregor Mendel (1822-1884), em seus estudos experimentais de ervilhas do gênero *Pisum*, concluiu a existência de elementos celulares encontrados nos gametas responsáveis pela transmissão das características hereditárias que não se misturavam (Martins, 2002, pp. 29-36). Se todas as características hereditárias se comportassem assim, como poderiam ocorrer as variações graduais exigidas pela teoria de Darwin?

William Bateson (1861-1926) e Thomas Hunt Morgan (1866-1945), por exemplo, no começo do século XX já trabalhavam com cruzamentos experimentais envolvendo vegetais e animais, procurando verificar se os princípios que Mendel tinha encontrado em ervilhas se aplicavam a outros organismos. Bateson, baseando-se nos resultados dos seus experimentos reforçou a idéia da descontinuidade das variações e minimizou o papel da seleção natural no processo evolutivo, priorizando o papel da evolução saltacional (Martins, 1999, pp. 83-84). Morgan considerava que a seleção natural sozinha, não poderia dar conta da formação de novas espécies (Plutinsky, 2002, p. 17).

O estudo sobre evolução requeria mais do que simplesmente a união dos conhecimentos mendelianos e darwinistas: era necessária uma exploração matemática das conseqüências hereditárias, estudando o que ocorreria à medida que as várias gerações fossem se sucedendo e transformando. Foi neste cenário envolvendo os estudos matemáticos que se desenvolveu a genética de populações (Provine, 2001, pp. 130-131).

Herbert Spencer Jennings (1868-1947) e seu antigo estudante Raymond Pearl (1879-1940) tinham forte interesse pela teoria da evolução e tentaram esclarecer seu funcionamento através de estudos experimentais. Realizaram pesquisas de seleção utilizando paramécios e galinhas, respectivamente. Em torno de 1910 convenceram-se que o processo de seleção não produzia mudanças significativas nas características das populações estudadas, o que interpretaram como uma corroboração das idéias de Wilhelm Johannsen (1857-1927) sobre linhagens puras<sup>1</sup>.

Ambos aceitavam a genética mendeliana e posteriormente procuraram analisar matematicamente como seriam as mudanças genotípicas em uma população submetida ao endocruzamento, com o passar do tempo. Um dos objetivos desses estudos era determinar até que ponto uma população tende a se tornar pura (homozigótica) ou não com o passar do tempo, de acordo com diferentes hipóteses. Publicaram vários trabalhos sobre o assunto, entre 1912 e 1917, que tiveram alguma repercussão e que estimularam o trabalho de outros pesquisadores na mesma linha de pesquisa teórica como E. N. Wentworth, B. L. Remick, Rainard B. Robbins e Howard Warren (Provine, 2001, p. 105). O presente artigo apresentará uma descrição desses trabalhos comentando também sobre alguns desdobramentos posteriores.

---

<sup>1</sup> O que caracterizava uma *linhagem pura* era que todos os indivíduos que a constituíam representavam um mesmo “tipo”, transmitido sempre as mesmas potencialidades hereditárias a seus descendentes. Johannsen introduziu em 1909 os termos “genótipo” – que seria o “tipo hereditário” ou “tipo genético”, representando, portanto a constituição hereditária de um indivíduo ou grupo – e “fenótipo” – que representava a característica externa observável do organismo individual (Martins, 1997, cap. 4, pp. 4.86-4.87; Wanscher, 1975; Churchill, 1974).

## 2 HERBERT SPENCER JENNINGS

O nome de Herbert Spencer Jennings (1868-1947) é geralmente associado à genética mendeliana e à eugenia. No início de sua carreira, ele se dedicou ao estudo da hereditariedade, variação e evolução em protozoários, publicando uma série de trabalhos a esse respeito (ver Stefano & Martins, 2006).

Jennings estudou em *Illinois Normal* (atualmente *Illinois State University*). Iniciou sua carreira como professor assistente de botânica e horticultura no *Agricultural and Mechanical College* do Texas em 1889. Em 1896 doutorou-se com o trabalho sobre morfogênese dos rotíferos<sup>2</sup>. No mesmo período (1896-1897) trabalhou com Max Verworn (1863-1921) investigando aspectos comportamentais de protozoários. Em 1907 lecionou Zoologia Experimental na *Johns Hopkins University* sendo notado pela sua dedicação à pesquisa (Schneirla, 1947, pp. 447-448).

Em 1904, Jennings apresentou os resultados de uma série de experimentos com “organismos inferiores” tais como: reações ao calor e frio nos infusórios ciliados, reações à luz em ciliados e flagelados, reações a vários estímulos em rotíferos, fazendo uma comparação com trabalhos de outros pesquisadores em relação ao que com o que ocorria em metazoários (Jennings, 1904, pp. 112-127).

Jennings estudou o comportamento de invertebrados inferiores e formas unicelulares, e suas pesquisas resultaram na publicação de uma obra sobre o comportamento de organismos inferiores: *Behavior of the lower organisms*, abordando o estudo sobre as reações individuais dos organismos, além de questões sobre evolução<sup>3</sup>. Ao longo de sua carreira deixou contribuições em várias áreas da ciência como hereditariedade e psicologia, como suas propostas de estudo experimental do comportamento animal (Schneirla, 1947, pp. 448- 510).

---

<sup>2</sup> Rotíferos são organismos portadores de cílios na região anterior, pequenos, raramente atingem o tamanho macroscópico. Morfologicamente se assemelham aos protozoários ciliados.

<sup>3</sup> Essa obra influenciou vários pesquisadores até a década de 1960 (Schloegel & Schmidgen, 2002, p. 617).

Seus primeiros trabalhos sobre protozoários<sup>4</sup> foram principalmente descritivos, porém, posteriormente Jennings se voltou para a análise de questões de fisiologia e adaptação, sendo que finalmente preocupou-se com variação e reprodução, trazendo dessa forma sua contribuição mais relevante à genética e ao processo de evolução (Schloegel & Schmidgen, 2002, p. 617; Jennings, 1908b, p. 394).

Em boa parte de seus trabalhos, ao investigar de que forma a seleção natural agiria nos organismos, Jennings buscou determinar se a seleção agiria por grandes saltos ou de forma lenta e gradativa. Como os organismos possuem algumas combinações de estruturas altamente complexas necessárias para sua vida, uma grande questão era como poderiam persistir essas combinações complexas<sup>5</sup> (Jennings, 1908a, pp. 581-582).

### 3 RAYMOND PEARL

Raymond Pearl (1879-1940) nasceu em Farmington, New Hampshire, exerceu o cargo de professor de biologia na Escola Médica de Higiene e Saúde Pública da Universidade de Johns Hopkins. Em 1899 Pearl se transferiu para a Universidade de Michigan trabalhando como assistente em zoologia obtendo seu o grau de Doutor em Filosofia em 1902 (seu trabalho versava sobre as reações e comportamento em planárias). Entre 1905 a 1906 desenvolveu trabalhos com Karl Pearson na Universidade de Londres aplicando estudos estatísticos em estudos utilizando protozoários (Jennings, 1942, p. 295).

---

<sup>4</sup> Pesquisador pioneiro ao utilizar organismos como protozoários para estudar seu comportamento e hereditariedade (Crow, 1987, pp. 389-390).

<sup>5</sup> Davenport, por exemplo, atribuía a fatores internos o processo de evolução e se apoiava em evidências da embriologia, paleontologia em cruzamentos experimentais, nos processos de evolução inorgânica com os processos de radiação. Para ele uma característica não seria a unidade última de evolução, mas um produto de tal unidade, uma característica qualquer seria resultado da constituição do plasma germinativo (Davenport, 1912, p. 130-131; Davenport, 1916, pp. 452-460).

Seus estudos com a biometria tornaram-se o foco de seu interesse. Pearl contribuiu com vários periódicos como: *Biometrika*, *Metron*, *Journal of the Royal Statistical Society*, *Medicine*, *American Medicine*, *Review of Tuberculosis*, *Farm and Home*, *American Veterinary Review*, *Eugenics Review*, *Popular Science*, *Annals of Botany*, *Bulletin of the American Mathematical Society*, *Ecology*, *School and Society* e outros. Nos seus trabalhos abordou diversos assuntos como aspectos da biologia dos protozoários, variações em *Drosophila*, trabalhos técnicos de laboratório, doenças como gripe, pneumonia, tuberculose e câncer, biologia do homem, efeito do álcool e tabaco, e eugenia (Jennings, 1942, pp. 297-302).

Em 1907, Pearl ocupou o cargo de chefe do departamento de Biologia da Estação Experimental de Agricultura, lá permanecendo até 1918. Durante esse período contribuiu com a genética e biologia de animais domésticos. Em 1918 Pearl tornou-se professor de biometria e estatística vital na Escola de Higiene e Saúde Pública da Universidade de Johns Hopkins permanecendo aí até o final da sua vida. Com a sua transferência para Johns Hopkins centralizou seus interesses na biologia humana. Embora preocupado com esse tema, Pearl utilizou vários experimentos com *Drosophila* com relação ao estudo sobre a vida, herança, mortalidade e crescimento da população (Jennings, 1942, pp. 297-302).

Entre 1925 e 1930 Pearl dirigiu o Instituto para Pesquisa Biológica, ligado ao Instituto Rockefeller sendo que nesse período editou os periódicos: *Quarterly Review of Biology* e *Human Biology*. Pearl foi também presidente das Sociedades Americanas de Zoológicos e de Naturalistas, Associações Americanas de Estatística, de Antropologia Física e da União Internacional para Investigações Científicas de Problemas de População entre 1928-1930 (Jennings, 1942, pp. 305-309).

Em relação ao estudo da hereditariedade, Raymond Pearl publicou diversos trabalhos discutindo resultados obtidos através de cruzamentos de sucessivas gerações, testando cruzamentos envolvendo endocruzamentos, autofertilização e outros (Pearl, 1913, pp. 604-607).

Da mesma forma que Jennings direcionava sua atenção ao processo de seleção natural como ferramenta da evolução, Pearl se questionava se o processo de seleção causaria mudança evolutiva (Pearl, 1917, pp. 66-69).

## 4 OS TRABALHOS DE JENNINGS E PEARL

Passaremos agora a descrever alguns dos trabalhos desenvolvidos por Jennings e Pearl no período compreendido entre 1912 e 1917, bem como alguns de seus desdobramentos posteriores com ênfase nos modelos matemáticos adotados pelos autores.

Partindo da genética mendeliana, Jennings e Pearl procuraram analisar matematicamente como seriam, com o passar do tempo, as mudanças genotípicas em uma população submetida a endocruzamento para determinar até que ponto uma população tende a se tornar pura (homozigótica) ou não, de acordo com diferentes hipóteses.

Os trabalhos de Pearl fizeram parte de uma série de artigos que tratavam da constituição da população mendeliana, tratando de cruzamentos, por exemplo, entre irmãos e irmãs, sendo que os resultados trariam a tona uma fórmula geral capaz de nos dizer a constituição de uma geração  $n$  qualquer (Pearl, 1914b, pp. 491-494).

Já em 1913, Pearl tentou analisar o que ocorreria com uma população que resultasse do cruzamento de duas linhagens puras, AA x aa, havendo depois endocruzamento. Em seu artigo, discutiu os resultados de cruzamentos com plantas obtidos por pesquisadores em que estes afirmavam que o endocruzamento tenderia em plantas isolar homozigotos<sup>6</sup> que perderiam seu vigor por causa da diminuição de heterozigosidade. Entretanto, para Pearl, o que aconteceria com as plantas seria um tipo de endocruzamento, a auto-fertilização; isso não aconteceria em outras formas de endocruzamento, e somente ter-se-ia um aumento nos homozigotos caso acontecesse uma contínua seleção dos gametas, em caso contrário ter-se-ia a mesma proporção (Pearl, 1913, pp. 604-607).

Pearl definiu o que seria endocruzamento:

---

<sup>6</sup> Homozigoto é a condição em que encontramos um par de genes iguais, situados em uma mesma região (lócus gênico) no par de cromossomos (par de cromossomos homólogos), ou seja, representando o gene em questão pela letra "a", teríamos duas combinações possíveis que satisfariam essa condição: AA e aa, ou seja, o indivíduo teria dois genes dominantes no seu par de cromossomos homólogos ou dois genes recessivos respectivamente.

O indivíduo endocruzado possui menos ancestrais diferentes em alguma geração particular ou gerações do que o número máximo possível para aquela geração ou gerações (Pearl, 1913, p. 579).

Caso um indivíduo não apresentasse nenhum relacionamento colateral com outros indivíduos em uma família, o número de diferentes indivíduos em gerações ancestrais sucessivas seria representado da seguinte forma:  $x \leftrightarrow (1) 2 \leftrightarrow (2) 4 \leftrightarrow (3) 8 \leftrightarrow (4) 16 \leftrightarrow (5) 32 \leftrightarrow (n) 2^n$ , onde o número entre parênteses significa o número de gerações ancestrais. Por exemplo: 1, seria igual aos pais, 2 aos avós e assim por diante. Os outros números representam o número máximo de diferentes ancestrais na geração indicada (Pearl, 1913, p. 580).

De acordo com a genética mendeliana, o cruzamento de indivíduos AA e aa, formaria uma geração com 100% heterozigoto com genótipo Aa, e após serem endocruzados formariam uma segunda geração de híbridos com a proporção de genótipos: AA + 2 Aa + aa, sendo que teríamos 50% de heterozigotos (híbridos), como é bem conhecido. Pearl concluiu que 50% dos descendentes seriam sempre heterozigotos (Pearl, 1913, pp. 607-613).

As representações gráficas de cruzamentos, que já eram utilizadas na época, permitem acompanhar o raciocínio. O cruzamento AA x aa, produziria o seguinte resultado:

	<b>A</b>	<b>A</b>
<b>A</b>	Aa	Aa
<b>A</b>	Aa	Aa

E agora ao se cruzar Aa x Aa, obtemos 50% de híbridos Aa, 25% de homozigotos AA e 25% de homozigotos aa:

	<b>A</b>	<b>a</b>
<b>A</b>	AA	Aa
<b>A</b>	Aa	aa

Na terceira geração, ou seja, em F3, temos também 50% de híbridos e 25% de cada tipo de homozigoto, como se pode ver por esta tabela:



	AA		Aa		Aa		aa	
AA	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
Aa	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	aa	aa	aa
Aa	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	Aa	Aa	Aa	aa	Aa	aa	aa	aa
aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	aa	aa
	Aa	Aa	aa	aa	aa	aa	aa	aa

Aparentemente, as outras gerações também teriam 50% de híbridos Aa, 25% de homocigotos AA e 25% de homocigotos aa. Portanto, parecia que a conclusão de Pearl estava correta.

De fato, a proporção de heterocigotos permaneceria constante (50%) se todos os descendentes se cruzassem entre si. No entanto, a hipótese de endocruzamento significa que os irmãos são cruzados entre si, e isso significa que há sucessivas famílias que são isoladas e não se cruzam com as outras.

Ao analisar as gerações sucessivas, obtém-se um resultado bem mais complicado, que veremos adiante.

Foi Harold Fish, um estudante de pós-graduação de William Castle, quem primeiro percebeu que Pearl estava errado e apresentou resultados corretos (Fish, 1914, p. 761). Porém, outras pessoas também perceberam o erro: Jennings, Detlefsen e Whiting, independentemente, em 1914, apontaram educadamente o erro de Pearl.

Interessante notar que Pearl já havia chamado a atenção em seu artigo de 1913 sobre a possibilidade de imprecisão nos estudos sobre cruzamentos. Esta não seria devido a algum defeito no material herdado, mas sim a maneira que se conduziram os cruzamentos (Pearl, 1913, p. 578).

Em seu outro artigo de 1914, Pearl também discutiu os resultados de cruzamentos consanguíneos em uma população mendeliana (Pearl, 1914a, pp. 57-62).

Jennings em seu artigo de 1914 apresentou um estudo referente aos resultados de reprodução com autofertilização porque aparecem fórmulas que se aplicariam em diversos tipos de cruzamentos a partir de uma autofertilização continuada, com o objetivo de

responder que proporção de indivíduos seriam homozigotos para uma determinada característica depois de um número de gerações (Jennings, 1914, pp. 693-696).

O artigo discutiu os resultados de Raymond Pearl,<sup>7</sup> apontando o erro. Jennings se interessou em determinar qual fórmula expressaria a proporção de homozigotos para uma determinada característica e a proporção média de caracteres de um determinado indivíduo que seria homozigoto depois de um número de gerações continuamente cruzadas com o tipo de cruzamento mencionado. Além de corrigir os resultados do trabalho de Pearl, Jennings pela primeira vez chegou à fórmula correta para o número de heterozigotos em cada geração, que segue a seqüência de Fibonacci: 1/1, 1/2, 2/4, 3/8, 5/16, 8/32, e assim sucessivamente (Jennings, 1914, pp. 693-696). Alertado de que havia se enganado, Pearl conseguiu analisar corretamente a variação de homozigotos na população (Pearl, 1914a, pp. 57-62).

Pearl supôs uma população inicial F1 em que todos os indivíduos seriam Aa, então, a proporção inicial de homozigotos seria de 0%. Na segunda geração, o cruzamento do tipo Aa x Aa produziria uma família com a constituição: 8 AA + 8 Aa + 8 aA + 8 aa, com proporção de 50% de homozigotos do total da população (Pearl, 1914a, p. 58). Na terceira geração teríamos a seguinte constituição na população: 128 AA + 128 Aa + 128 aA + 128 aa, ou seja 50% de homozigotos no total da população (Pearl, 1914a, p. 59).

Para a quarta geração, Pearl deu as proporções: 2560 AA + 1536 Aa + 1536 aA + 2560 aa, sendo portanto de 62,5% de homozigotos no total da população; na quinta geração teríamos: 44736 AA + 20480 Aa + 20480 aA + 44736 aa numa porcentagem de 68,75% de homozigotos no total da população (Pearl, 1914a, pp. 60-61).

Na sexta geração teríamos: 786432 AA + 262144 Aa + 262144 aA + 786432 aa, numa porcentagem de 75% de homozigotos, sendo que teríamos seguindo o mesmo raciocínio, 79,69% de homozigotos na sétima geração, 83,59% na oitava geração,

---

<sup>7</sup> Jennings se referiu a vários artigos: Pearl, 1913; Pearl, 1914a; Pearl, 1914b.

86,72% na nona geração e 89,26% de homocigotos na décima geração (Pearl, 1914a, pp. 60-61). Portanto, os heterocigotos tendem a desaparecer, quando ocorre endocruzamento.

Vamos mostrar a seguir o modo pelo qual ele e Jennings desenvolveram essa análise. O ponto principal é analisar as diversas famílias que vão se formar e separar.

Inicialmente, como já vimos, temos uma geração homogênea, em que todos os indivíduos têm genótipo Aa. A geração seguinte, F2, formada pelo cruzamento dos “irmãos” de tipo Aa, é representada por uma única família, do tipo AA + 2Aa + aa (ou, para facilitar a representação gráfica, AA + Aa + Aa + aa). Agora, quando consideramos o cruzamento de cada um desses quatro genótipos (contando Aa duas vezes) com cada um dos outros, temos 16 possibilidades, cada uma delas sendo uma família; e pela constituição dessas 16 famílias, podemos ver que há 6 tipos diferentes, conforme mostrado no quadro a seguir.

	AA	Aa	Aa	aa
AA	Família 1	Família 2	Família 3	Família 4
Aa	Família 5	Família 6	Família 7	Família 8
Aa	Família 9	Família 10	Família 11	Família 12
aa	Família 13	Família 14	Família 15	Família 16

No quadro acima, cada um dos quadrados da parte central representa uma nova família, resultante do cruzamento dos seguintes genótipos.

- AA x AA = Família 1
- AA x Aa = Famílias 2, 3, 5, 6
- aa x AA = Famílias 4, 13
- Aa x Aa = Famílias 5, 6, 10, 11
- aa x Aa = Famílias 8, 12, 14, 15
- aa x aa = Família 16

Podemos ver, pelo quadro mostrado mais abaixo, que os seis tipos de famílias têm a seguinte composição:

- AA x AA = Família 1 = 4 (AA)
- AA x Aa = Famílias 2, 3, 5, 6 = 2 (AA + Aa)
- aa x AA = Famílias 4, 13 = 4 (Aa)
- Aa x Aa = Famílias 5, 6, 10, 11 = (AA + 2Aa + aa)
- aa x Aa = Famílias 8, 12, 14, 15 = 2(Aa + aa)
- aa x aa = Família 16 = 4(aa)

As composições genóticas das diferentes famílias podem ser vistas no quadro abaixo.

	AA		Aa		Aa		aa	
AA	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
Aa	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	Aa	Aa	Aa	aa	Aa	Aa	aa	aa
Aa	AA	AA	AA	Aa	AA	Aa	Aa	Aa
	Aa	Aa	Aa	aa	Aa	Aa	aa	aa
aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	aa	aa
	Aa	Aa	aa	aa	aa	Aa	aa	aa

Examinando o quadro acima, vemos que em F3 temos a seguinte distribuição desses seis tipos de famílias: 1(AA), 4(AA+Aa), 2(Aa), 4(AA+2Aa+aa), 4(Aa+aa), 1(aa).

Em F3, a proporção de heterozigotos ainda é de 50%.

Agora, é preciso analisar todos os resultados de endocruzamentos, para cada um dos 6 tipos de família. Podemos utilizar um

quadro semelhante ao anterior, embora agora estejamos pensando sobre F4, e não sobre F3.

No endocruzamento da família de tipo AA, todos os descendentes são também AA; e ocorre a mesma coisa para endocruzamento de aa: todos os descendentes são iguais, do tipo aa.

	AA		Aa		Aa		aa	
AA	AA	AA						
	AA	AA						
Aa								
Aa								
aa							aa	aa
							aa	aa

O endocruzamento de uma família (AA+Aa) produz 4 famílias de 3 tipos diferentes: uma de tipo AA, duas de tipo (AA+Aa) e uma do tipo (AA+2Aa+aa).

	AA		Aa		Aa		aa	
AA	AA	AA	AA	Aa				
	AA	AA	AA	Aa				
Aa	AA	AA	AA	Aa				
	Aa	Aa	Aa	aa				
Aa								
aa								

Analisando-se de forma semelhante todos os cruzamentos possíveis de todas as famílias de F3 e supondo que cada família de F3 produz 16 famílias em F4, obtemos de F3 para F4 a seguinte mudança de composição da população:

$$1 \text{ AA} \rightarrow 16 \text{ (AA)}$$

$$4 \text{ (AA + Aa)} \rightarrow 16x [1 \text{ (AA)} + 2 \text{ (AA + Aa)} + 1 \text{ (AA + 2Aa + aa)}]$$

$$2 \text{ Aa} \rightarrow 2x16 \text{ (AA + 2Aa + aa)}$$

$$4 \text{ (AA + 2Aa + aa)} \rightarrow 4x[1 \text{ (AA)} + 4 \text{ (AA + Aa)} + 2 \text{ (Aa)} + 4 \text{ (AA + 2Aa + aa)} + 4 \text{ (Aa + aa)} + 1 \text{ (aa)}]$$

$$4 \text{ (Aa + aa)} \rightarrow 16x[1 \text{ (aa)} + 2 \text{ (Aa + aa)} + 1 \text{ (AA + 2A + aa)}]$$

$$1 \text{ aa} \rightarrow 16 \text{ (aa)}$$

Fazendo a contagem do número de famílias de cada tipo, em F4, vemos que de F3 para F4 teríamos uma mudança da proporção das diversas famílias:

<b>Tipo de família:</b>	<b>F3</b>	<b>F4</b>
AA	1	36
AA + Aa	4	48
Aa	2	8
AA + 2Aa + aa	4	80
Aa + aa	4	48
aa	1	36

Além disso, a proporção de homocigotos e heterocigotos também muda:

	<b>F3</b>	<b>F4</b>
AA	4	80
Aa	8 (50%)	96 (37,5%)
aa	4	80

Depois de analisar a situação detalhadamente, tanto Pearl quanto Jennings, separadamente, conseguiram produzir fórmulas gerais que representavam as porcentagens das famílias de cada tipo, e de homocigotos e heterocigotos.

Um resultado simples é a proporção decrescente de heterocigotos: 0, 1/1, 1/2, 2/4, 3/8, 5/16, 8/32, ... onde os numeradores das frações seguem a “seqüência de Finabonacci”.

O resultado obtido não é óbvio (e, como vimos Pearl havia errado). É um resultado importante, porque mostra que um detalhe “inocente” (endocruzamento) muda completamente o resultado, na análise de distribuição de genes na população.

Este foi um primeiro caso de análise de genética de populações que eles abordaram, posteriormente, Jennings pesquisou casos mais complexos, obtendo resultados até hoje considerados corretos. O método de análise utilizado, no entanto, foi bastante complexo, como o que foi mostrado.

Em vários dos seus artigos, Jennings apresentou fórmulas para o cálculo das proporções genotípicas dos indivíduos frente a vários tipos de cruzamentos, preocupando-se em saber se eles estavam continuamente sujeitos à mudanças evolucionárias como se esperaria (Jennings, 1916, pp. 53-54).

Jennings estudou casos progressivamente mais complicados, supondo a existência de algum grau de seleção, ou de reprodução seletiva. Também introduziu o estudo de casos com duas características mendelianas independentes. Jennings procurou argumentar que haveria uma base mendeliana para a evolução através de acúmulos por seleção de pequenas gradações (Jennings, 1917a, pp. 301-306).

Em seu extenso artigo de 1917, Jennings analisou o comportamento de dois *loci*, ligados ou não (independentes) no que dizia respeito à construção de uma fórmula considerando cruzamentos ao acaso; seleção com respeito a um simples carácter seja ele dominante ou recessivo; cruzamento ao acaso com respeito a um carácter e autofertilização de caracteres ligados ao sexo não foram consideradas (Jennings, 1917b, pp. 97-100).

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esses trabalhos de Pearl e Jennings são pouco estudados pelos historiadores da biologia e não são mencionados, por exemplo, por Alfred Sturtevant em seu livro *A history of genetics*, nem por Ernest Mayr em *The growth of biological thought*. Sturtevant, em seu livro sobre a história da genética, dedicou um capítulo à genética de populações e evolução, em que aparece a participação de pesquisadores como Castle, Hardy, Weinberg, Pearson e outros, entretanto não menciona R. Pearl e nem H. S. Jennings (Sturtevant,

2001, pp. 107-116). Leslie Dunn (1991), quando discutiu o surgimento da genética de populações em seu livro sobre história da genética, descreveu principalmente as participações dos trabalhos de Karl Pearson, William E. Castle, Sewal Wright e outros, dedicando pouco espaço em relação às contribuições de Jennings e Pearl (Dunn, 1991, pp. 116-127).

Em seu livro *The origins of theoretical population genetics*, William Provine menciona esses estudos, mas os apresenta como problemáticos, excessivamente complexos e tendo levado a um “impasse” em 1918. Descreve o trabalho de Sewall Wright, a partir de 1919, como utilizando um método totalmente diferente e abandonando a abordagem de Jennings e Pearl. Além disso, desqualifica esses trabalhos, indicando que os trabalhos de Reginald C. Punnett e de Harry T. J. Norton já haviam levado a resultados mais importantes, e que estes teriam sido a base para os desenvolvimentos futuros (Provine, 2001, pp. 136-137).

Embora seja possível concordar com Provine que os trabalhos de Sewall Wright introduzem novos métodos matemáticos, deve-se mencionar que Wright citava freqüentemente, sem criticar, os trabalhos de Pearl e Jennings (ver, por exemplo, Wright 1922). Não se pode, portanto, considerar essas contribuições anteriores como um grande fracasso, como Provine sugere, uma vez que eles estabeleceram questões e respostas preliminares para grandes problemas da genética de populações desenvolvidos por outros autores posteriormente. Assim, apesar da avaliação negativa de Provine, considera-se relevante estudar os trabalhos pioneiros de Jennings e Pearl uma vez que eles também formaram seguidores sobre genética de populações.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CHURCHILL, Frederick B. William Johannsen and the genotype concept. *Journal of the History of Biology* **7**: 5-30, 1974.
- CROW, James F. Seventy years ago in *Genetics*: H. S. Jennings and inbreeding theory. *Genetics* **115**: 389-391, 1987.
- DAVENPORT, Charles B. Light thrown by the experimental study of heredity upon the factors and methods of evolution. *The American Naturalist* **46**: 129-138, 1912.



- . The form of evolutionary theory that modern genetical research seems to favor. *The American Naturalist* **50**: 449-465, 1916.
- DUNN, Leslie Clarence. *A short history of genetics; the development of some of the main lines of thought, 1864-1939*. Ames: Iowa State University Press, 1991.
- FISH, Harold D. On the progressive increase of homozygosis in brother-sister matings. *The American Naturalist* **48**: 759-761, 1914.
- JENNINGS, Herbert Spencer. *Contributions to the study of the behavior of lower organisms*. Washington, D. C.: Carnegie Institution of Washington, 1904.
- . Variation and evolution in Protozoa. *The Journal of Experimental Zoology*. **5**: 577-632, 1908a.
- . Heredity, variation and evolution in Protozoa II. *Proceedings of the American Philosophical Society* **47** **190**: 393-546, 1908b.
- . Formulae for the results of inbreeding. *The American Naturalist* **47**: 693-696, 1914.
- . The numerical results of diverse systems of breeding. *Genetics* **1**: 53-89, 1916.
- . Modifying factors and multiple allelomorphs in relation to the results of selection. *The American Naturalist* **51**: 301-307, 1917 a.
- . The numerical results of diverse systems of breeding with respect to two pairs of factors, linked or independent, with special relation to the effects of linkage. *Genetics* **2**: 97-154, 1917 b.
- . Biographical memoir of Raymond Pearl (1879-1940). *Biographical Memoirs* **22**: 295-347, 1942.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação*. [Tese de Doutorado em Genética]. Campinas: UNICAMP, 1997.
- . William Bateson: da evolução à genética. *Episteme* **8**: 67-88, 1999.
- . William Bateson e o programa de pesquisa mendeliano. *Episteme* **14**: 27-55, 2002.
- PEARL, Raymond. A contribution towards an analysis of the problem of inbreeding. *The American Naturalist* **47**: 577-614, 1913.

- . On the results of inbreeding a Mendelian population: a correction and extension of previous conclusions. *The American Naturalist* **48**: 57-62, 1914 a.
- . On a general formula for the constitution of the  $n$ th generation of a Mendelian population in which all matings are brother X sister. *The American Naturalist* **48**: 491-494, 1914 b.
- . The selection problem. *The American Naturalist* **51**: 65-91, 1917.
- PEARSON, Karl. Darwinism, biometry and some recent biology. *Biometrika* **7**: 368-385, 1910.
- PROVINE, William. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago: The University of Chicago Press, 1971.
- PLUTINSKY, Anya. *Modelling evolution*. [Tese de Doutorado]. Pennsylvania: University of Pennsylvania, 2002.
- SCHNEIRLA, Theodore C. Herbert Spencer Jennings: 1868-1947. *American Journal of Psychology* **60**: 447-450, 1947.
- SCHLOEGEL, Judith Johns. General physiology, experimental psychology, and evolutionism: unicellular Organisms as objects of psychophysiological research, 1877-1918. *Isis* **93**: 614-645, 2002.
- STEFANO, Waldir; MARTINS, Lilian Al-Cueyr Pereira. Herbert Spencer Jennings e os efeitos da seleção em *Paramecium*: 1908-1912. *Filosofia e História da Biologia* **1**: 351-369, 2006.
- WANSCHER, Johan Henrik. The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period of 1903 to 1926. *Centaurus* **19**: 125-147, 1975.