

Conrad Hal Waddington e a assimilação genética

Cintia Graziela Santos*

Resumo: O objetivo deste artigo é discutir se algumas ideias relacionadas à concepção de plasticidade fenotípica já estavam presentes em algumas publicações no período da Síntese moderna como alegam Massimo Pigliucci and Gerd Müller. Focaliza as contribuições de Conrad Waddington relacionadas ao assunto. Waddington desenvolveu diversos experimentos com *Drosophila* submetendo diferentes fenótipos a diferentes condições ambientais. Ele concluiu que mesmo na ausência de estímulo ambiental o organismo desenvolvia um fenótipo modificado. Esta pesquisa leva à conclusão de que há algumas semelhanças entre a concepção de assimilação genética de Waddington e a concepção de plasticidade fenotípica. No entanto, suas ideias além de serem criticadas não foram completamente entendidas pela comunidade científica da época.

Palavras-chave: história da evolução; história da genética; plasticidade fenotípica; Waddington, Conrad Hal

Conrad Hal Waddington and the genetic assimilation

Abstract: The aim of this paper is to discuss whether some ideas related to the conception of phenotypic plasticity were already present in some publications during the Modern Synthesis period as it has been claimed by Massimo Pigliucci and Gerd Müller. It will focus on Conrad Waddington contributions concerning this subject. Waddington developed several experiments with *Drosophila* in which he submitted different phenotypes to different environmental conditions. He concluded that even with the lack of environmental stimulus the organism developed a modified phenotype. This research leads to the conclusion that there are some similarities between Waddington's conception of genetic assimilation and the conception of

* Cintia Graziela Santos. Pesquisadora do Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB), USP. Avenida Bandeirantes, 3900, Ribeirão Preto, SP, CEP 14040-901. E-mail: cintiagraz@gmail.com

phenotypic plasticity. However, his ideas besides being criticized were not completely understood by the scientific community of his time.

Key-words: history of evolution; history of genetics; phenotypic plasticity; Waddington, Conrad Hal

1 INTRODUÇÃO

A Síntese Moderna é descrita por Julian Huxley (1887-1975) e Ernst Mayr (1904-2005) como um movimento que ocorreu no período entre as duas Grandes Guerras e promoveu a convergência de várias disciplinas da Biologia (Huxley, 1942; Mayr, 1982). O consenso entre os biólogos evolutivos se deu em um momento de fragmentação da sociedade como um todo e da ciência, em particular (Smocovitis, 1996, pp. 21-22). Envolveu a adoção da visão de espécies como agregados populacionais isolados reprodutivamente; a aceitação de que o isolamento geográfico era uma condição necessária para a ocorrência da especiação e a ação da seleção natural sobre a frequência gênica, bem como a exclusão da herança de caracteres adquiridos (Mayr, 1982, pp. 566-567).

Porém, na década de 1980, a Síntese moderna recebeu várias críticas. Foi tachada de “incompleta, mal dirigida e errada” por ter deixado de lado disciplinas como a Embriologia, por exemplo. Nessa época ocorreram vários debates sobre os mecanismos evolutivos, os problemas que não haviam sido resolvidos e a própria legitimidade da “síntese” entre os evolucionistas (Smocovitis, 1996, p. 37-38), o que levou William Ball Provine a caracterizá-la como uma “construção” (Provine, 1988, p. 61; Araújo, 2006).

Atualmente alguns autores como Massimo Pigliucci e Gerd Müller alegam que já há algum tempo se está diante de uma situação diferente da vivenciada pela Síntese moderna. Eles consideram que houve o surgimento de novas disciplinas ou subáreas de estudo como a Evo-devo e a inclusão de aspectos que não faziam parte do escopo da Síntese como, por exemplo, a herança epigenética, a plasticidade fenotípica, o nicho construído, que estão sendo objeto de investigação (Pigliucci & Müller, 2010, cap. 1). Eles propõem uma nova denominação, Síntese evolutiva estendida. Além disso, consideram que algumas ideias referentes ao que se entende atualmente por plasticidade fenotípica já estavam presentes em publicações de alguns autores

como Conrad Hal Waddington (1905-1975) no período da Síntese (Santos, 2015, p. 66).

O objetivo deste artigo é procurar elucidar se concepções relacionadas à plasticidade fenotípica estavam realmente presentes nos trabalhos de Waddington (1905-1975) no período da Síntese como alegam os autores acima mencionados.

Porém, antes de desenvolver nossa análise consideramos importante esclarecer ao leitor não especializado no assunto o que é plasticidade fenotípica¹. Trata-se do fenômeno em que um mesmo genótipo ao ser exposto a diferentes ambientes desenvolve fenótipos diferentes. As “respostas plásticas” podem variar desde modificações morfológicas até mudanças drásticas na fisiologia, história de vida e comportamento (Pigliucci, 2001, p. 2; West-Eberhard, 2003, pp. 35-36; Garland & Kelly, 2006, p. 2347).

2 CONRAD HAL WADDINGTON

Durante sua carreira, o biólogo inglês Conrad H. Waddington se dedicou a vários tipos de estudo. Estes incluíam embriologia, paleontologia, genética e filosofia. Em 1926 graduou-se em Ciências Naturais com ênfase em Geologia, na Universidade de Cambridge (UK). Desenvolveu seu doutorado em paleontologia, estudando a estrutura dos amonites².

Em 1929, obteve uma bolsa de estudos para realizar atividades no *Strangeways Laboratory*, situado nas imediações de Cambridge. Nessa época, ele já estava familiarizado com o as pesquisas embriológicas desenvolvidas na Alemanha, especialmente as que tratavam do “orga-

¹ Atualmente a plasticidade fenotípica pode ser associada à norma de reação. A norma de reação é uma função genótipo-específica que relaciona os ambientes em que o organismo viveu durante o seu desenvolvimento e os fenótipos que esse genótipo produziu naquele ambiente. Diferentes genótipos podem ter diferentes normas de reação e responder de modo diferente quando submetidos às mesmas condições ambientais. (Pigliucci, 2010, p. 355).

²Os amonites são moluscos cefalópodes que viviam no interior de conchas em espiral. Essas conchas eram constituídas de carbonato e se assemelhavam as do náutilo atual. Eles surgiram no período Devoniano, quando se diversificaram em uma variedade de formas durante a era Mesozóica, sendo abundantes em todos os mares. Foram extintos no final do Cretáceo.

nizador”³. Investigou as fases iniciais do desenvolvimento embrionário em vertebrados superiores (aves e mamíferos). Publicou vários artigos mostrando a existência de um organizador nesses animais (Robertson, 1977, pp. 577-578; Slack, 2002, p. 890). Recebeu seu título de doutor somente em 1930, após publicar o resultado de suas pesquisas.

Além da pesquisa embriológica desenvolvida durante a década de 1930, o biólogo inglês interessou-se pela genética. Em 1939, foi para os Estados Unidos e trabalhou com *Drosophila* no grupo de Thomas Hunt Morgan (1866-1945) no *California Institute of Technology* (CALTEC) ao lado de Alfred Henry Sturtevant (1891-1970) e Theodosius H. Dobzhansky (1900-1975).

Em 1940, publicou o livro *Organisers and genes* (Organizadores e genes). Nele apresentou os conceitos de “competência”⁴ e “paisagem epigenética” (*epigenetic landscape*)⁵ (Slack, 2002, pp. 891-892). A partir da década de 1940, Waddington dedicou-se à investigação da assimilação genética⁶, um dos assuntos que despertaram seu interesse.

Durante a Segunda Guerra Mundial, Waddington trabalhou na *Royal Air Force Coastal Command*. Nessa ocasião, utilizou um novo método de modelagem matemática. Em 1944 mudou-se para Edimburgo

³ O “organizador” é uma região que se forma nos estágios embrionários iniciais. Ela tem a propriedade de induzir um segundo eixo embrionário, ou seja, um segundo corpo completo (Slack, 2002, p. 890).

⁴ Competência é a propriedade das células ou tecidos apresentarem reação a um estímulo.

⁵ Waddington em sua obra *The strategy of the genes* (A estratégia dos genes), publicada em 1957 fez uma analogia entre a paisagem epigenética e uma bola rolando em uma paisagem. Ela representa o desenvolvimento no decorrer do tempo. A ocorrência de perturbações ambientais pode provocar o desvio da bola de um caminho de desenvolvimento para outro. A assimilação genética atuaria como um processo evolutivo para aumentar os picos dessa paisagem. Desse modo, ao longo do tempo, seriam necessárias mais perturbações para alterar a trajetória da bola, ou seja, do desenvolvimento (Waddington, 1957, pp. 29-31). Embora seja derivada da paisagem do *fitness* de Sewall Wright (1889-1988), é considerada uma contribuição original para a biologia do desenvolvimento (Slack, 2002, pp. 893-894).

⁶ No entender desse autor, a assimilação genética é um mecanismo darwiniano que permite que certas características adquiridas sejam herdadas.

para assumir o cargo de diretor de um recém-criado instituto de pesquisa em genética animal (Robertson, 1977, p. 580; Slack, 2002, p. 893).

3 A ASSIMILAÇÃO GENÉTICA

A ideia de assimilação genética não é original de Waddington. Ela já estava presente nas concepções de outros autores. Por exemplo, na seleção orgânica (ou Efeito Baldwin) proposta em 1896 por James Mark Baldwin (1861-1934). Um mecanismo similar havia sido proposto por Henry Fairfield Osborn (1857-1935) meses depois. Essas concepções com algumas modificações ainda apareceram em *Factors of organic evolution* (1949) de autoria de Ivan I. Schmalhausen (1884-1963).

O filósofo e fisiologista⁷ norte americano Baldwin não estava satisfeito com as explicações para os fenômenos biológicos disponíveis na época. Ele introduziu a concepção de “acomodação”⁸ aplicada às mudanças fenotípicas não herdáveis que ocorriam em resposta aos estímulos ambientais. Isso permitia que o organismo sobrevivesse por mais tempo (Baldwin, 1896, p. 445). A seu ver, os indivíduos de uma mesma geração eram plásticos e podiam se adaptar a seus ambientes embora os caracteres adquiridos durante sua vida não fossem herdados (*Ibid.*, p. 447). Ele acreditava que a seleção natural atuava sobre “as variações em direção à plasticidade” (Baldwin, 1902, p. 37).

Waddington interessou-se inicialmente pelo fenômeno conhecido na época como “adaptação pseudoexógena”. Um exemplo desse fenômeno era a existência de calosidades proeminentes na pele da região ventral do avestruz. Acreditava-se que essas calosidades fossem produzidas pela fricção constante que a ave fazia ao sentar-se. Contudo, foi constatado que elas não surgiam durante a vida do ani-

⁷ Estudioso da mente e do comportamento.

⁸ O termo acomodação ainda é utilizado, mas foi desdoblado nos componentes genético e fenotípico (West-Eberhard, 2003; 2005). A acomodação fenotípica é equivalente à acomodação de Baldwin, exceto por se referir apenas às mudanças induzidas pelo ambiente. A acomodação genética é similar ao conceito de mudança genética adaptativa, sendo uma mudança na frequência gênica (West-Eberhard, 2003, p. 142).

mal, mas eram produzidas durante o desenvolvimento embrionário e já se apresentavam no momento da eclosão do ovo. Na época, discutia-se se o atrito entre a pele ventral dos avestruzes ancestrais com o solo teria acarretado uma mudança em seus genes, o que faria com que as calosidades fossem produzidas espontaneamente. Foi essa problemática que levou Waddington a se dedicar à investigação da assimilação genética.

Devido às dificuldades em trabalhar com o avestruz, Waddington escolheu um material experimental mais favorável, no caso, *Drosophila*. Ele explicou:

Quando comecei a fazer experimentos sobre a evolução em *Drosophila* nas décadas de 1940 e 1950, tratei aquele inseto como um sistema de desenvolvimento. Por meio da manipulação do ambiente em que ele se desenvolvia pude descobrir o novo processo de assimilação genética. Assim, meu interesse particular em evolução – com ênfase no desenvolvimento do fenótipo, que não era usual na época – derivou-se diretamente da metafísica whiteheadiana⁹ (Waddington, 1975 *apud* Robertson, 1977, p. 597)

3.1 Os experimentos de Waddington

Em um primeiro experimento, Waddington submeteu moscas da fruta em estágio de pupa à temperatura de 40°C durante quatro horas. Observou a produção da fenocópia *crossveinless* (que apresentava a ausência da veia transversal na asa). Isso ocorreu em 40% das pupas. A seguir, montou duas linhagens para o experimento de seleção: uma formada por casais que apresentavam a fenocópia e outra com casais normais (contra a formação da fenocópia). Percebeu a ocorrência de rápidas mudanças da seleção em ambas as direções. Essas ocorreram principalmente após a quinta geração (Waddington, 1952a, p. 278).

Um aspecto relevante desse experimento foi que a partir da 12ª geração as moscas continuaram apresentando o fenótipo *crossveinless*, mes-

⁹ Alfred North Whitehead (1861-1947), filósofo britânico, tem seu nome relacionado à escola da filosofia do processo que identifica a realidade metafísica em meio à mudança e ao dinamismo. Suas ideias são atualmente aplicadas a várias áreas como ecologia, teologia, educação, física, dentre outras. Estava interessado em estudar a realidade da percepção dos objetos e as relações entre eles (Slack, 2002, p. 890).

mo entre os indivíduos que não haviam sido submetidos ao estímulo da temperatura. O cruzamento desses indivíduos entre si em temperatura normal produziu moscas *crossveinless*. Waddington concluiu que durante a seleção ocorria a formação da constituição genética. Por essa razão, mesmo em condições normais, o fenótipo *crossveinless* foi produzido. No entanto, como essa constituição fenotípica nunca ultrapassou 80%, ele não a considerou totalmente penetrante¹⁰ (Waddington, 1952a, p. 278).

As evidências obtidas por Waddington na maioria dos experimentos realizados com *Drosophila* levaram-no a concluir que as linhagens selecionadas apresentavam uma resposta em relação ao desenvolvimento mesmo na ausência do estímulo.

Ele procurou testar se o mecanismo de “canalização”¹¹ permitiria que uma característica adquirida pudesse ser “assimilada” pelo genótipo e surgisse independentemente de qualquer estímulo ambiental, de modo análogo à “seleção estabilizadora” de Schmalhausen (1949) (Waddington, 1953a, p. 118). Em suas palavras: “Eu estava decidido a selecionar uma linhagem de *Drosophila melanogaster* devido à sua capacidade de formar uma fenocópia em resposta a alguns estímulos ambientais definidos” (Waddington, 1953a, p. 118).

Assim, ele procurou testar experimentalmente se o caráter poderia ser assimilado geneticamente e favorecido pela seleção em condições naturais, independentemente de ser vantajoso ou não. Optou novamente pelo caráter *crossveinless*.

¹⁰ A penetrância consiste na capacidade de um genótipo de se manifestar em seus portadores. É a porcentagem de indivíduos com determinado alelo (dominante ou recessivo) que exibem o fenótipo correspondente.

¹¹ Waddington propôs o termo “canalização” para explicar o fato de um organismo ser capaz de produzir sempre as mesmas características (fenótipo) mesmo com as variações externas ou internas. Ele exemplificou o fenômeno de canalização usando a trajetória de uma bola rolando ao longo de uma região de montanhas e vales. Com o passar do tempo, a bola acaba sendo levada (canalizada) para a região de vale. Os vales seriam os canais, para os quais o desenvolvimento embrionário seria direcionado. Um vale na paisagem representa um conjunto de trajetórias similares no espaço. A ideia de canalização indica que muitas trajetórias existiram como grupos, ou seja, uma pequena perturbação externa ou interna não afetaria o caminho que a bola fosse seguir (Slack, 2002, pp. 892-893).

Iniciou os cruzamentos experimentais utilizando duas linhagens de seleção: *upward* (moscas que exibiam o efeito *crossveinless*¹² após o tratamento) e *downward* (moscas com asas normais). Percebeu que havia ocorrido uma ampla gama de variações dessa fenocópia. Nas primeiras gerações, as respostas foram irregulares. A partir do cruzamento entre moscas normais, nasceu uma menor quantidade de *crossveinless* do que do cruzamento entre moscas *crossveinless* (Waddington, 1953a, pp. 118- 119).

Os resultados encontrados por Waddington levaram-no a concluir que a seleção para a resposta a um estímulo ambiental produziu linhagens com fenótipos anormais mesmo na ausência do estímulo (Waddington, 1953a, p. 123). Moscas *crossveinless* nasceram somente quando o estoque original recebeu o estímulo anormal, ou seja, alta temperatura no estágio de pupa. Nesse caso, ele considerou que o caráter havia sido adquirido. Nos cruzamentos com linhagens derivadas do estoque de seleção *upward*, criadas em condições normais de temperatura, o caráter *crossveinless* apareceu sem a presença do estímulo. Nesse caso, ele considerou que o caráter foi herdado. Waddington procurou explicar esses resultados não somente a partir da seleção de uma mutação ao acaso, mas pela diversificação de muitos genes do genótipo fundador do caráter *crossveinless*. Acrescentou ainda que havia encontrado evidências de segregação poligênica. No entanto, os experimentos realizados não trouxeram esclarecimentos sobre a origem dessas diferenças gênicas (Waddington, 1953a, pp. 123-124).

O autor estava consciente de algumas limitações dos seus experimentos. Por exemplo, eles não traziam informações sobre o que ocorria com uma espécie durante o processo evolutivo. No entanto, podiam trazer alguns esclarecimentos sobre os processos envolvidos na mudança evolutiva (Waddington, 1953a, p. 124). Ele concluiu que o desenvolvimento do fenótipo *crossveinless* corroborava a hipótese de assimilação genética. A seleção não apenas aumentou a frequência do caráter, mas também estabilizou seu desenvolvimento (Waddington, 1953a, p. 125).

¹² O critério adotado para considerar a mosca como *crossveinless* consistiu na apresentação de qualquer distúrbio na veia transversal posterior (Waddington, 1953a, p. 118).

Considerando que por meio da assimilação genética era possível explicar alguns tipos de evolução de adaptação que ainda não estavam esclarecidos, Waddington passou a investigar a assimilação genética relacionada a outros caracteres. Analisou a modificação *bithorax* em *D. melanogaster*. Esta era produzida pelo tratamento do embrião jovem com éter, conforme estudado por Gloor (1947), e envolvia a modificação da aparência normal da mosca adulta, principalmente na região do metatórax. Essa região normalmente desenvolvia halteres, mas no caso *bithorax*, ela se modificava e desenvolvia estruturas semelhantes ao mesotórax, incluindo asas (Waddington, 1956, p. 1).

Waddington expôs os ovos de *Drosophila* ao vapor de éter durante 25 minutos à temperatura de 25°C. Ao atingir a fase adulta as moscas foram classificadas em selvagens e *bithorax*. Foram então realizados dois tipos de experimentos. No primeiro, machos e fêmeas com o fenótipo *bithorax* foram cruzados por várias gerações, caracterizando a seleção *upward*. No segundo, foram cruzados machos e fêmeas do tipo selvagem, caracterizando a seleção *downward*. Foram feitas duas réplicas para cada tipo experimental: Experimento 1: seleção *upward* e seleção *downward*; Experimento 2: seleção *upward* e seleção *downward* (Waddington, 1956, p. 2).

Na primeira geração do experimento 1, nasceram 24,5% de fenocópias *bithorax* e no experimento 2 nasceram 48,8%. No entanto, nas gerações posteriores, principalmente na seleção *upward*, nasceram poucas fenocópias. Waddington relacionou o ocorrido a uma falha da pupa em eclodir. Além disso, nesse tipo de seleção ocorreu a expressão de diferentes tipos da fenocópia *bithorax*, com ampla gama de variações. Por outro lado, Waddington constatou que na seleção *downward*, nas gerações seguintes, o número de fenocópias sofreu redução e a grade de expressão diminuiu com falha na eclosão das pupas (Waddington, 1956, pp. 2-3).

No experimento 2, por volta da oitava geração da linhagem de seleção *upward*, uma mosca cujo ovo não havia sido tratado apresentou um aumento nas dimensões de seus halteres. Na geração seguinte foram encontradas mais dez moscas nessas condições. Essas moscas com os alteres aumentados foram cruzadas. Iniciou-se uma linhagem de seleção chamada He, criada em condições normais. Após analisar a progênie dessa linhagem, Waddington sugeriu que esse efeito (He)

havia sido causado por um único gene dominante com efeito letal recessivo (Waddington, 1956, pp. 3-4).

Em relação aos outros experimentos (com as moscas *bithorax*), as evidências encontradas indicaram que nos primeiros grupos a fenocópia parecia ter sido assimilada. Waddington considerou que esses resultados não tinham sido produzidos de “modo normal pela seleção de muitos genes menores atuando na direção desejada, mas ocorreram pela fixação de uma única mutação que surgiu *de novo* ao acaso” (Waddington, 1956, p. 5). Dando prosseguimento à seleção, o experimento 1 foi até a 14ª geração e o experimento 2 até a 20ª. A duração do tratamento foi reduzida para 20 minutos até a 26ª geração e depois reduzida novamente para 15 minutos.

O biólogo inglês não encontrou nenhum sinal de assimilação até a 29ª geração da linhagem *upward* do experimento 1. Percebeu que poucas moscas que não haviam sido tratadas exibiram o fenótipo *bithorax*. Cruzou-as entre si e constatou que seus filhos mostravam o efeito *bithorax*. Após poucas gerações ocorreu a produção de um estoque (He*). Este apresentou uma frequência de 70 a 80% de moscas *bithorax*. Vários cruzamentos foram realizados com essas moscas e Waddington sugeriu que esse efeito teria uma base poligênica e os genes estavam localizados no 2º e 3º cromossomos. Ele comentou: “Esse resultado está de acordo com o que pode ser esperado se a assimilação resultar da ação conjunta de genes menores que atuam na produção do fenótipo *bithorax*” (Waddington, 1956, pp. 5-6).

A seleção para a capacidade de resposta ao tratamento com éter, produzindo o fenótipo *bithorax*, resultou na exibição deste fenótipo mesmo na ausência do estímulo ambiental (Waddington, 1956, p. 9). Waddington concluiu que:

O fato de que a assimilação aconteceu sucessivamente em um número de gerações em um período que embora seja longo no laboratório, é muito curto na escala de tempo da natureza, sugere que o mecanismo pode de fato ser extremamente poderoso. Parece provável que qualquer modificação produzida pelo ambiente caso seja for favorável para o animal, seja geneticamente assimilada em um tempo relativamente curto. (Waddington, 1956, p. 10)

Os experimentos de Waddington embora tenham sido considerados cuidadosos em termos metodológicos, receberam algumas críti-

cas. Estas estavam relacionadas ao fato de ele ter trabalhado com caracteres e estímulos ambientais que não ocorrem na natureza. Para contornar esse problema ele introduziu algumas modificações no experimento utilizando um caráter que fosse adaptativo¹³. Colocou três linhagens de *Drosophila melanogaster* em um meio de cultura com uma quantidade de cloreto de sódio que poderia matar mais de 60% das larvas de modo a propiciar uma seleção mais rigorosa. Nas gerações seguintes a quantidade de sal foi aumentada. A seleção foi mantida por 21 gerações. Nesse estágio, os ovos (em igual quantidade) foram distribuídos em um meio com várias concentrações de sal. Testou também uma linhagem que não havia sido selecionada. Após calcular o número de sobreviventes e as dimensões de sua papila anal¹⁴, constatou que as linhagens selecionadas sobreviviam mais do que aquelas que não haviam sido selecionadas e que a extensão de sua papila anal aumentava proporcionalmente com o aumento da concentração salina. Ele concluiu que havia ocorrido assimilação genética e que a seleção tinha aprimorado a adaptabilidade dos animais (Waddington, 1959, pp. 1654-1655). Dois anos mais tarde Waddington (1961) fez uma revisão de seus trabalhos anteriores sobre assimilação genética e canalização e comentou:

Se estivermos corretos em acreditar que um organismo, se criado no ambiente E, exibiria o fenótipo P, enquanto que se criado no ambiente E' seu fenótipo seria P', então essas características em que P' difere de P são consideradas como caracteres adquiridos, e aquelas características em que P' se assemelha a P são consideradas como caracteres herdados, com referência à sua mudança particular de ambiente. (Waddington, 1961, p. 259)

Diante da dificuldade ou mesmo impossibilidade de criar o mesmo indivíduo em dois ambientes diferentes, ele sugeriu que fossem usadas populações de organismos que apresentassem genótipos similares (Waddington, 1961, p. 259).

¹³ Ele considerou as dimensões da papila anal das moscas. Essa característica teria uma função adaptativa na natureza, pois a papila anal estava provavelmente relacionada à regulação osmótica.

¹⁴ Ao que tudo indica, esse órgão estava envolvido na regulação osmótica da larva.

Ele definiu a assimilação genética como “a conversão de um caráter adquirido em um caráter herdado; ou melhor, como uma mudança (em direção a uma maior importância de herdabilidade) no grau para o qual o caráter é adquirido ou herdado” (Waddington, 1961, p. 259).

De acordo com Waddington, mudanças morfológicas qualitativas podiam ser produzidas por um tratamento externo, mas a capacidade de responder a esse tratamento era uma variável quantitativa que dependia de muitos *loci* gênicos. Se o tratamento fosse aplicado e muitos indivíduos mostrassem o efeito morfológico, então por meio da seleção natural esse grupo poderia produzir uma população em que a mudança morfológica iria surgir de maneira espontânea sem o tratamento. Ele introduziu essa questão do seguinte modo:

A batalha travada durante tanto tempo entre as teorias de evolução defendidas por um lado pelos geneticistas e do outro pelos naturalistas, tem sido fortemente favorável nos anos recentes aos primeiros. Poucos biólogos atualmente duvidam que a investigação genética tenha revelado, em qualquer proporção, as mais importantes categorias da variação hereditária. A teoria “naturalista” clássica – a herança de caracteres adquiridos – tem sido geralmente relegada a um segundo plano, pois o modo como foi proposta anteriormente apresenta um tipo de variação hereditária que não está fundamentada em evidências adequadas. (Waddington, 1942, p. 563)

O biólogo inglês desejava obter esclarecimentos sobre a herança dos caracteres adaptativos. Como a herança de caracteres adquiridos havia sido deixada de lado pela Síntese moderna, restava apenas a explicação por meio da seleção natural que filtrava as mutações que ocorriam ao acaso. Contudo, ele não se satisfaz com essa explicação. Sugeriu que por meio dos processos de desenvolvimento seria possível compreender como os genótipos dos organismos em evolução poderiam responder ao ambiente de uma maneira coordenada (Waddington, 1942, p. 563).

Waddington descartou as explicações para a adaptação pseudoeoxígena pelos efeitos do uso e outras disponíveis na época e considerou que “nos membros ancestrais da cadeia evolutiva, as calosidades haviam sido formadas como resposta à fricção externa, mas que durante o curso da evolução o estímulo ambiental foi sendo suplantado

por um fator genético interno”. Ele procurou testá-la empiricamente (Waddington, 1942, p. 563).

Para Waddington havia algumas condições necessárias para a ocorrência do fenômeno. A primeira seria que a capacidade de responder a um estímulo ambiental externo por meio da reação do desenvolvimento estaria sob o controle genético. A segunda seria que as reações do desenvolvimento seriam canalizadas, isto é, seriam ajustadas de modo a resultar em pequenas variações (Waddington, 1942, p. 563).

Waddington acreditava que a canalização poderia ocorrer quando durante o desenvolvimento se a seleção natural favorecesse algumas características. O ambiente poderia afetar o sistema de desenvolvimento de várias maneiras. Poderia atuar como um mecanismo interruptor ou como fator que poderia modificasse o seu caminho. O mais comum seria o efeito ambiental produzir a modificação de um caminho de desenvolvimento já existente (Waddington, 1942, p. 564-565). Por outro lado, a resposta adaptativa a um estímulo ambiental seria controlada geneticamente pelo organismo. Essa resposta adaptativa poderia ser fixada em vários passos sem a ocorrência de mutação (Waddington, 1942, p. 565).

Waddington testou suas ideias experimentalmente. Utilizou estímulos ambientais não usuais para produzir fenocópias¹⁵, ou seja, para reproduzir o mesmo efeito morfológico de mutantes conhecidos. Ele criou linhagens de *Drosophila* durante várias gerações, submetendo-as a diferentes tipos de tratamento.

4 AS CRÍTICAS RECEBIDAS PELOS ESTUDOS SOBRE ASSIMILAÇÃO GENÉTICA

As publicações de Waddington da década de 1950 discutidas na seção anterior foram objeto de algumas resenhas críticas. Em uma delas, Michael Begg criticou a terminologia (“caráter adquirido”) utili-

¹⁵ Waddington de modo análogo a Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958) considerava fenocópia como o fenótipo produzido por um estímulo ambiental cujo resultado seria semelhante ao produzido por uma mutação genética (Pigliucci e Murren, 2003, p. 1456). Utilizou esse termo para se referir aos fenótipos *crossveinless* e *bitborax* que havia estudado (Waddington, 1952a; 1952b; 1953a; 1953b; 1956).

zada por Waddington. A seu ver, os resultados obtidos por Waddington podiam ser explicados em termos de seleção de genótipos submetidos à alta temperatura. Não se tratava, portanto, de um caráter adquirido. Em suas palavras: “Parece, portanto, muito mais confundir do que esclarecer a questão da herança de caracteres adquiridos, se o termo é usado em conexão com tais experimentos como aqueles [de Waddington]” (Begg, 1952, p. 625).

Waddington (1952b) replicou que o experimento de Begg com *antennales* não oferecia nenhum paralelo a seu experimento, como Begg havia sugerido. Além disso, não levava a uma conclusão semelhante à sua, pois, em seu experimento, o fenótipo *crossveinless*, que havia se desenvolvido devido ao tratamento com alta temperatura, continuou se desenvolvendo mesmo na ausência desse estímulo (Waddington, 1952b, p. 625).

Em relação ao uso da expressão “caráter adquirido”, Waddington comentou que todos os caracteres podem ser considerados adquiridos, pois todos dependem do ambiente e do genótipo. Ele explicou que convencionalmente a expressão era usada para se referir a um caráter não usual das espécies, formado quando elas se desenvolviam em um ambiente diferente. A questão a ser investigada era se esse caráter poderia ser herdado e em caso positivo qual seria o processo envolvido. Esclareceu que seu experimento levava à conclusão de que o caráter *crossveinless* se desenvolvia mesmo na ausência do estímulo ambiental (Waddington, 1952b, p. 625).

No artigo de 1956, Waddington comentou sobre algumas críticas que recebeu de Garth Underwood (1956), que considerou os experimentos de assimilação genética de Waddington irrelevantes para explicar como a evolução ocorria na natureza. Para ele, os animais na natureza raramente entravam em contato com estímulos extremos, tais como, o choque térmico ou o éter. Além disso, se um genótipo pudesse responder adaptativamente ao ambiente em que se encontra normalmente, a assimilação genética dos caracteres fenotípicos adaptativos não seria necessária. Por outro lado, Underwood sugeriu que fosse feita uma distinção entre os dois tipos de adaptação: adaptações primárias fixas (genéticas – aquelas que surgiram como tal) e adaptações secundárias fixas (aquelas que surgiram pela fixação de uma adaptação facultativa) (Underwood, 1954, pp. 370-372).

Waddington não concordou com as críticas de Underwood. Ele considerava que os estímulos que havia utilizado poderiam revelar mecanismos gerais que relacionassem os genótipos às forças seletivas atuantes sobre o fenótipo. Quanto à afirmação de que a assimilação genética não era necessária, pois todo genótipo responderia adaptativamente ao ambiente, Waddington argumentou que muitas características adaptativas são fixas e não se alteram quando as condições ambientais se modificam (Waddington, 1956, p. 11).

A discordância de Waddington se estendeu à proposta de se fazer uma distinção entre os dois tipos de adaptação. Ele comentou que se essa distinção fosse feita a modificação decorrente do ambiente seria irrelevante para a origem das adaptações primárias fixas. Na época ou não se considerava o efeito ambiental em discussões sobre a evolução de novos caracteres ou ele era deixado em segundo plano. A seu ver, todos os fenótipos são modificados pelo ambiente e todos os genótipos sofrem a ação da seleção natural e seu desenvolvimento é modificado pelo ambiente. Ele considerou que a distinção sugerida por Underwood não correspondia à realidade (Waddington, 1956, p. 11).

No final de seu artigo, Waddington voltou a enfatizar que a mudança ocorrida em um curto tempo (30 gerações), em seus experimentos, sugeria que esse tipo de estudo era importante e ajudava a compreender os processos evolutivos (Waddington, 1956, p. 11).

Frederick E. Warburton (1956) considerou que os artigos de Waddington de 1952, 1953 e 1956 forneceram fortes evidências de que a assimilação genética poderia ser uma força evolutiva poderosa em populações de *Drosophila*, mas isso não mostrava que ela pudesse ocorrer em outros organismos. Por isso, ele considerava necessário investigá-la também em outros grupos (Warburton, 1956, p. 337). Em suas palavras:

Ele [Waddington] restringiu sua hipótese às limitações do desenvolvimento de um único filo, mas deveria reconhecer e estudar os diferentes modos de interação disponíveis para diferentes grupos de organismos. Talvez nem todos esses modos sejam exemplificados por *Drosophila*. (Warburton, 1956, p. 338)

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Waddington estava interessado em elucidar o mecanismo responsável pela produção de novos fenótipos a partir de um estímulo ambiental simples. Contudo, não estava satisfeito com as explicações dadas na época para esses fenômenos. Sugeriu uma explicação alternativa. Propôs que por meio dos processos de desenvolvimento seria possível compreender como os genótipos evoluíam em resposta ao ambiente. A seu ver, o ambiente poderia influenciar o sistema de desenvolvimento de várias maneiras. Diante disso, elaborou uma série de experimentos utilizando estímulos ambientais, como alta temperatura e éter, em linhagens de *Drosophila*, por várias gerações. Os fenótipos analisados nessas moscas foram o *crossveinless*, *bithorax* e papila anal. A principal conclusão de Waddington foi que as linhagens selecionadas mostraram resposta fenotípica mesmo na ausência do estímulo ambiental. Além disso, ocorreu aumento da frequência do caráter e estabilização de seu desenvolvimento. Dessa maneira, seus experimentos corroboravam sua hipótese de assimilação genética. Ele sugeriu que a modificação produzida pelo ambiente, se fosse favorável ao organismo, poderia ser geneticamente assimilada em um tempo relativamente curto.

A concepção de assimilação genética de Waddington não é totalmente original. Alguns aspectos nela presentes são semelhantes às concepções encontradas em outros autores como Baldwin ou Schmalhausen. Porém, como vimos neste artigo, há também diferenças. No primeiro caso, por exemplo, elas estão relacionadas ao resultado final da seleção.

Os resultados dos experimentos de Waddington indicaram que novos fenótipos podiam ser gerados por fatores ambientais e que o produto final era uma característica canalizada cuja expressão não necessitava mais do estímulo ambiental. Apesar de não ter empregado a expressão “plasticidade fenotípica”, mas “assimilação genética”, é possível perceber relações entre plasticidade (novos fenótipos devido a um estímulo ambiental) e assimilação genética (organismo apresentar o novo fenótipo mesmo na ausência do estímulo ambiental –

caráter adquirido). A concepção de caracteres adquiridos de Waddington pode ser comparada ao que se entende por uma característica fenotipicamente plástica.

Quando a assimilação genética foi proposta por Waddington, poucos pesquisadores seguiram sua linha de pesquisa. O tratamento ambiental não natural (temperaturas extremas, vapor de éter) dos experimentos de Waddington, provocou questionamentos sobre a importância desse fenômeno em populações naturais.

Waddington não empregou a expressão “norma de reação” ou plasticidade fenotípica em seu trabalho. Contudo, é possível perceber que seu mecanismo de assimilação genética é realmente um exemplo de seleção na forma da norma de reação do organismo (Pigliucci e Müller, 2010, p. 360). Pois, quando o novo fenótipo é assimilado ocorre uma mudança da norma de reação do genótipo. Pesquisas recentes vêm mostrando evidências empíricas sobre a assimilação genética e que a seleção pode agir sobre redes regulatórias para tamponar (canalizar) contra as perturbações ambientais. Esse mecanismo pode acelerar o processo de aquisição e difusão de novidades evolutivas.

AGRADECIMENTOS

A autora agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio recebido que possibilitou a realização desta pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, Aldo Mellender. Síntese evolutiva ou constrição de teorias: há espaço para outros enfoques? *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 5-19, 2006.
- BALDWIN, James. M. A new factor in evolution. *American Naturalist*, **30**: 441-451, 536- 553, 1896.
- _____. *Development and evolution*. Londres: MacMillan, 1902.
- BEGG, Michael. Selection for the genetic basis of an acquired character. *Nature*, **169**: 625, 1952.

- GARLAND, T., Jr., & KELLY S. A. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology*, **209**: 2344-2361, 2006.
- GLOOR, H. Phänokopie versuche mit aether an Drosophila. *Revue Suisse Zoologie*, **54**: 637-712, 1947.
- HUXLEY, Julian S. *Evolution: The modern synthesis*. London: Allen & Unwin, 1942.
- MAYR, ERNST. *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*. Cambridge, MA: The Belknap Press, 1982.
- PIGLIUCCI, Massimo. *Phenotypic plasticity: beyond nature e nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.
- PIGLIUCCI, Massimo. Phenotypic plasticity. Pp. 355-378, *in*: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerard (eds.). *Evolution the extended synthesis*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2010.
- PIGLIUCCI, Massimo; MURREN, Courtney J. Perspective: Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: Can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, **57** (7): 1455-1464, 2003.
- PROVINE, William, B. Progress in evolution and meaning in life. Pp. 49-74, *in*: NITECKI, M. H. (ed.). *Evolutionary progress*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- ROBERTSON, A. Conrad Hal Waddington. *Biographic Memoirs of the Fellows of the Royal Society* **23**, 575-622, 1977.
- SANTOS, Cintia Graziela. *Da Teoria sintética da evolução à Síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica*. Ribeirão Preto, 2015. Tese. (Doutorado em Biologia comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.
- SLACK, Jonathan M. Conrad Hal Waddington: the last Renaissance biologist? *Nature*, **3**: 889-895, 2002.
- SMOCOVITIS, Vassiliki Betty. *Unifying biology: The evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1996.
- UNDERWOOD, G. Categories of adaptation. *Evolution*, **8**: 365-377, 1954.
- WADDINGTON, Conrad Hal. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, **150**: 563-565, 1942.

- _____. Selection of the genetic basis for an acquired character. *Nature*, **169**: 278, 1952 (a).
- _____. Selection of the genetic basis for an acquired character: reply to Begg. *Nature*, **169**: 625-626, 1952 (b).
- _____. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, **7** (2): 118-126, 1953 (a).
- _____. The Baldwin effect, genetic assimilation and homeostasis. *Evolution*, **7**(4): 386-387, 1953 (b).
- _____. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution*, **10**: 1-13, 1956.
- _____. *The strategy of the genes*. London: George Allen & Unwin, 1957.
- _____. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature*, **183**: 1654-1655, 1959.
- _____. Genetic assimilation. *Advanced Genetics*, **10**: 257-290, 1961.
- WARBURTON, Frederick E. Genetic assimilation: adaptation versus adaptability. *Evolution*, **10** (3): 337-339, 1956.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- _____. Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology Part B (Molecular and Developmental Evolution)*, **304B**: 610-618, 2005.

Data de submissão: 20/10/2015

Aprovado para publicação: 15/12/2015