Waldir Stefano

Os estudos experimentais de Herbert Spencer Jennings com protozoários (1908-1912): aspectos evolutivos e genéticos

Doutorado em História da Ciência

Pontifícia Universidade Católica de São Paulo

São Paulo

2009

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

Waldir Stefano

Os estudos experimentais de Herbert Spencer Jennings com protozoários (1908-1912): aspectos evolutivos e genéticos

DOUTORADO EM HISTÓRIA DA CIÊNCIA

Tese apresentada à Banca Examinadora da Pontifícia Universidade Católica de São Paulo, como exigência parcial para obtenção do título de Doutor em História da Ciência, sob a orientação da Profa. Doutora Lilian Al-Chueyr Pereira Martins.

São Paulo

2009

STEFANO, Waldir
"Os estudos experimentais de Herbert Spencer Jennings com protozoários (1908-1912): aspectos evolutivos e genéticos"
São Paulo, 2009
xi, 111 p.

Tese de Doutorado – PUC – SP

Banca examinadora

_____

_____

_____

_____

_____

Autorizo, exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação por processos fotocopiadores ou eletrônicos.

Ass.: _____

Local e data: _____

stefano@mackenzie.br

A meu pai *(in memorian)* e à minha mãe, pois lhes devo tudo o que sou.

AGRADECIMENTOS

Aos professores do Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência.

Aos Professores Ubiratan D'Ambrósio e Roberto de Andrade Martins pelas valiosas sugestões feitas durante a qualificação.

Às Secretárias do Programa de História da Ciência, Sandra e Verônica, pela sua atenção.

À colega e amiga Ana Paula pelo apoio, principalmente nesta reta final.

A Marian pelo incentivo, apoio e compreensão

À Professora Lilian Al-Chueyr Pereira Martins pela sua orientação durante esses anos mas também pela sua dedicação, paciência e compreensão em todos os momentos.

RESUMO

Esta tese trata das contribuições de Herbert Spencer Jennings (1868–1947) para a genética e evolução de 1908 a 1912. Durante este período o biólogo norte-americano desenvolveu uma série de experimentos com *Paramecium*, inclusive procurando testar experimentalmente a ação dos processos de seleção.

O objetivo desta tese é analisar os resultados dos experimentos de Jennings, procurando elucidar se suas conclusões estavam bem fundamentadas de acordo com os padrões de racionalidade científica da época ou não, levando em conta as contribuições de seus colegas sobre o assunto, na época. Além disso, procurará situar as contribuições de Jennings na história da genética e evolução, procurando detectar se alguns rótulos que lhe são aplicados ou às suas contribuições, tais como "pioneiro da investigação biológica"; aquele que "mudou os rumos da biologia"; ou aquele que publicou ou apresentou trabalhos "claros e coerentes" são justos.

Esta tese contém uma introdução e cinco capítulos. O Capítulo 1 trata dos precedentes evolutivos e genéticos e do panorama geral da situação da época em que Jennings apresentou suas contribuições relacionadas ao assunto. O Capítulo 2 traz algumas informações sobre o material experimental utilizado por Jennings. O Capítulo 3 discute alguns resultados relacionados à hereditariedade e evolução obtidos por Jennings em seus experimentos com *Paramecium* que foram desenvolvidos de 1908 a 1910. O Capítulo 4 discute os resultados dos experimentos desenvolvidos por Jennings com *Paramecium*, de 1911 a 1912, nos quais ele procurou elucidar aspectos relacionados à evolução e hereditariedade nesses organismos. O Capítulo 5 apresenta algumas considerações finais sobre o assunto.

Este estudo mostrou que as conclusões de Jennings (tais como que a seleção natural não age dentro de uma linhagem pura ou que a conjugação não produz rejuvenescimento) estavam bem fundamentadas. Entretanto, ele não pode ser considerado um pioneiro das investigações biológicas uma vez que vários autores a ela se dedicaram antes de sua época. Os limites desta tese não permitem responder se as contribuições de Jennings mudaram os rumos da biologia. Mas, certamente, seus trabalhos eram claros e coerentes e suas contribuições enriqueceram a história da genética e evolução.

Palavras-chave: História da evolução; História da Genética; Seleção natural; Herança de caracteres adquiridos; Linhagens puras; *Paramecium;* Jennings, Herbert Spencer.

ABSTRACT

The present thesis deals with Herbert Spencer Jennings' (1868–1947) contributions to genetics and evolution between 1908 and 1912. During this period, this American biologist developed a series of experiments with *Paramecium*, and attempted to test the action of selection on those organisms.

The aim of this thesis is to analyse Jennings' experimental results, trying to elucidate whether his conclusions were well grounded according to the patterns of scientific rationality of his time or not, taking in account the contributions of his colleagues on the subject. Besides that, it will try to situate Jennings' contributions in the history of genetics and evolution trying to find out if some labels applied to him or his contributions such as "pioneer of biological investigation"; the one who "changed the directions of biology"; or who published and presented works "clear and coherent", were fair.

This thesis contains an introduction and five chapters. Chapter 1 deals with the hereditary and evolutionary precedents as well as Jennings' general outlook concerning the subject. Chapter 2 presents some information related to the experimental material employed by Jennings in his experiments. Chapter 3 discusses some results related to heredity and evolution obtained by Jennings in his experiments with *Paramecium* developed from 1908 to 1910. Chapter 4 discusses the results got by Jennings in his experiments developed from 1911 to 1912, in which he tried to elucidate some features of evolution and heredity in such organism. Chapter 5 presents some final remarks on the subject.

This study led to the conclusion that Jennings' conclusions (such as that natural selection does not act on pure lines, and that conjugation does not rejuvenate those organisms) were well grounded. However, he cannot be regarded as a "pioneer of biological investigation", since several other authors dedicated themselves to it before his time. The scope of this thesis does not allow us to answer whether Jennings' contributions changed the directions of biology. But certainly his works were clear and coherent and his contributions enriched the history of genetics and evolution.

Key-words: History of evolution; History of genetics; Natural selection; Inheritance of acquired characteristics; Pure lines; *Paramecium;* Jennings, Herbert Spencer.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO 1

CAPÍTULO 1. HERBERT SPENCER JENNINGS E SEU CONTEXTO 5

1.1 Antecedentes das contribuições de Jennings acerca de evolução e hereditariedade 5

1.2 Jennings: formação e interesses profissionais 10

CAPÍTULO 2. O MATERIAL EXPERIMENTAL UTILIZADO POR JENNINGS EM SEUS EXPERIMENTOS: OS PROTOZOÁRIOS 25

2.1 Sistemática 27

2.2 Morfologia 28

2.3 Reprodução 30

2.4 Nutrição 33

2.5 Locomoção 34

2.6 A descrição do ciclo de vida dos protozoários no início do século XX 36

CAPÍTULO 3. AS CONTRIBUIÇÕES DE JENNINGS PARA A EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE: 1908-1910 42

3.1 Os efeitos da seleção natural em *Paramecium* 43

3.1.1 O teste experimental da seleção natural 43

3.1.2 O conceito de linhagens puras de Johannsen 45

3.2.3 Experimentos desenvolvidos de 1908 a 1910 50

3.2 Herança de caracteres adquiridos em *Paramecium* 71

3.3 Algumas considerações 77

CAPÍTULO 4. 79AS CONTRIBUIÇÕES DE JENNINGS PARA A EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE: 1911-1912 79

4.1 As diferentes raças de *Paramecium* 79
4.2 Estudos realizados sobre a hereditariedade em *Paramecium* 85
4.3 Estudos realizados em 1911 e 1912 sobre os efeitos da seleção natural em *Paramecium* 97
4.4 Algumas considerações 101

CAPÍTULO 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 103

BIBLIOGRAFIA 108

INTRODUÇÃO

Durante sua carreira o biólogo norte-americano Herbert Spencer Jennings (1868-1947) dedicou-se ao estudo de dois tipos de microorganismos: inicialmente os rotíferos e depois os protozoários. No princípio, adotou em seus trabalhos um enfoque mais descritivo e voltado para a sistemática. Mais tarde, dedicou-se aos aspectos fisiológicos e adaptativos e posteriormente, aos aspectos hereditários e evolutivos dos organismos inferiores.

O objeto de estudo desta pesquisa são as contribuições de Jennings para a hereditariedade e evolução, através de suas investigações com protozoários durante o período compreendido entre 1904 a 1911.

Esta tese tratará dos estudos que ele desenvolveu em seu laboratório com o intuito de testar experimentalmente os possíveis efeitos da seleção natural sobre os protozoários bem como elucidar como se dava a transmissão das características hereditárias nesses indivíduos. Esta fase da pesquisa de Jennings pode ser considerada como sendo uma etapa inicial do estudo da genética das populações.

Embora, de um modo geral, o nome de Jennings não seja lembrado em nossos cursos de graduação e pós-graduação da área biológica, exceto talvez em relação às suas contribuições para a eugenia, ele foi descrito por um de seus alunos como sendo “um pioneiro na investigação biológica, pensador e educador”. Além disso, de acordo com este aluno, Jennings obteve o reconhecimento por parte de seus pares, sendo considerado “um excelente conferencista e por ter primado pela clareza e coerência em seus trabalhos”[1]. Outro autor comentou que os trabalhos de Jennings

---

[1] Tracy M. Sonneborn, “Herbert Spencer Jennings”, *Biographical Memoirs* 5 (47, 1975): 143-223, na p. 143.

"mudaram os rumos da biologia"[2]. Esta pesquisa procurará, entre outras coisas, situar as contribuições de Jennings em relação a essas duas posições extremas.

Durante o período considerado neste estudo, estava ocorrendo o desenvolvimento da genética clássica onde os princípios de Mendel estavam sendo testados em diversos organismos por vários pesquisadores de diferentes países. Como as características que estavam sendo estudadas eram principalmente descontínuas, isso minimizava o papel da seleção natural no processo evolutivo. Por outro lado, os representantes da escola biometricista fundada por Francis Galton (ano do nascimento-ano da morte) e liderada por Karl Pearson e Walter Frank Raphael Weldon, acreditavam que as variações eram principalmente contínuas e que a seleção natural tinha um papel primordial no processo evolutivo. Já os experimentos de Johannsen com feijões haviam mostrado, ao contrário do que pensavam Galton e os biometricistas, que a seleção natural não agia, provocando modificações, dentro de uma "raça" ou linhagem pura. Assim, as investigações de Jennings foram relevantes, pois, como veremos no decorrer desta tese, trouxeram alguns esclarecimentos sobre essas questões.

Embora o período para essa pesquisa tenha sido delimitado de 1904 a 1912, vai-se voltar no tempo algumas vezes para recuperar aspectos importantes ou avançar nele um pouco para dar uma idéia dos desdobramentos dos estudos de Jennings a partir do período considerado. Vai-se mencionar também a contribuição de outros autores com os quais Jennings interagiu.

Houve diversas modificações em relação ao projeto inicial que tinha um objeto de estudo bem mais amplo, abrangendo um período mais longo e pretendia comparar as concepções de Jennings com as de outro biólogo, o inglês Reginald Crundall Punnet (1857-1967), com relação a seus estudos experimentais relacionados ao papel da seleção natural nas populações mendelianas. Entretanto, as inúmeras dificuldades encontradas impediram sua execução. Estas dificuldades

---

[2] J. C. Burnham, Jennings, Herbert Spencer". *In*: Charlton Coulston Gillispie, ed. *Dictionary of scientific biography* (London: Charles Scrbners' Sons, 1981), *v*ol.7. Pp. 98-100, na p. 98.

abrangeram desde o grande volume de material a ser analisado até a complexidade do assunto que pressupunha uma análise matemática bastante sofisticada, bem como as obrigações profissionais do autor da presente tese. Nesse sentido, foram feitas duas novas delimitações. A primeira, com relação ao personagem central, que passou a ser Jennings apenas e a outra, com relação ao período a ser estudado que foi restringido em relação ao proposto no projeto inicial.

Esta pesquisa segue a linha de História e teoria da ciência. Consultamos um material bastante amplo que inclui obras originais dos cientistas relevantes (Jennings, Johannsen, Galton, Pearl), que constam da bibliografia final desta tese. Além dessas fontes primárias, utilizamos também fontes secundárias, isto é, artigos e livros de historiadores ou filósofos da ciência, tratando dos autores, assunto, problemas ou período em questão como, por exemplo, o estudo clássico de William Provine sobre a genética das populações, o estudo de Churchill sobre Johannsen ou o estudo sobre as contribuições de Galton feito por Michael Bulmer. Por outro lado, esta pesquisa não se limita a uma descrição do passado, mas procura discutir as contribuições de Jennings e outros autores com os recursos filosóficos e metodológicos adequados. Procurará responder a questões tais como: as hipóteses, explicações e conclusões de Jennings sobre aspectos hereditários e evolutivos estavam bem formuladas? Eram coerentes? Estavam bem fundamentadas em observações e/ou experimentos? Eram testáveis? Havia alternativas viáveis? Procurar-se-á responder a essas perguntas levando em conta os padrões de racionalidade científica da época.

O objetivo desta tese é em primeiro lugar, apresentar ao leitor quais foram as principais contribuições de Jennings em relação à hereditariedade e evolução nos protozoários, no período de 1908 a 1913. Em segundo lugar é averiguar se as conclusões a que ele chegou estavam bem fundamentadas para os padrões de racionalidade científica da época e se suas contribuições se diferenciaram em relação às contribuições de seus pares.

Um levantamento inicial feito na *Current Bibliography* da revista *Isis* e a partir de fontes secundárias consultadas, mostrou que o tema escolhido foi pouco explorado.

Acreditamos assim que essa pesquisa possa trazer alguma contribuição para a historiografia da genética e evolução do período considerado, trazendo subsídios para um melhor entendimento sobre a história da genética das populações.

Esta tese é constituída por esta introdução e cinco capítulos. O Capítulo 1 apresenta os precedentes evolutivos e o panorama geral onde se inseriram as contribuições de Jennings que serão discutidas nesta tese. O Capítulo 2 traz alguns esclarecimentos sobre o material experimental que Jennings utilizou em suas investigações: os protozoários. O Capítulo 3 discute acerca dos resultados dos experimentos desenvolvidos por Jennings com *Paramecium* procurando elucidar seus aspectos evolutivos e hereditários, de 1908 a 1910. O Capítulo 4 aborda os resultados dos experimentos desenvolvidos por Jennings de 1911 a 1913, buscando esclarecimentos sobre o processo evolutivo e a hereditariedade nesses organismos. O Capítulo 5 apresenta algumas considerações finais sobre o assunto.

CAPÍTULO 1

HERBERT SPENCER JENNINGS E SEU CONTEXTO

Este capítulo procurará inicialmente dar uma idéia do panorama geral, inclusive em termos científicos, do período que antecedeu às contribuições de Herbert Spencer Jennings (1868-1947) estudadas nesta tese, bem como sobre o existia na época em que ocorreu sua formação, publicação de trabalhos e atuação profissional. Comentará a seguir acerca da formação, carreira e interesses profissionais deste autor.

1.1 ANTECEDENTES DAS CONTRIBUIÇÕES DE JENNINGS ACERCA DE EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE

O livro *Origin of species* publicado em 1859 produziu um grande impacto dentro da comunidade científica britânica constituída principalmente por anglicanos que acreditavam que as espécies eram fixas. Charles Darwin defendia nessa obra que as espécies se transformavam umas nas outras e que o processo evolutivo ocorre principalmente de maneira lenta e gradual através de acúmulo de pequenas modificações sobre as quais age a seleção natural. A seleção natural seria para ele, o principal mecanismo de transformação das espécies, embora não o único. Apesar de admitir que a transformação de espécies pudesse também ocorrer em um único passo, considerava que isso teria uma importância mínima no processo evolutivo. Além disso, Darwin aceitava a existência de herança com mistura (às vezes chamada de hereditariedade “soft”) que era um modo pelo qual a natureza podia conservar a uniformidade das espécies apesar da variabilidade que ocorria em cada geração. Alguns anos mais tarde, para explicar a herança, ele propôs a hipótese da pangênese que permitiria a produção de uma variabilidade suficiente para que a seleção natural pudesse atuar. Porém, a teoria de Darwin tinha problemas, pois não

explicava adequadamente como as variações sobre as quais a seleção natural agia eram produzidas.

Muitos investigadores acreditavam que a seleção natural não era suficiente para produzir uma diversidade nas espécies[3] .No final do século XIX vários estudiosos como Karl Ernst von Baer (1792-1876), Rudolph Albert von Kölliker (1817-1905) e Karl Wilhelm von Nägeli (1817-1891) criticavam a seleção natural e procuravam explicar as variações que ocorriam nos organismos de modo diferente, considerando a influência do meio[4]. Nesta época havia diversos estudos sobre a influência direta das condições do meio sobre a variação na estrutura dos organismos e discutia-se se os fatores responsáveis pela mesma estavam relacionados ao próprio meio ambiente ou à seleção natural. Vários deles admitiam que o grau de salinidade da água, por exemplo, poderia alterar a estrutura de protozoários, crustáceos e ouriços do mar[5].

Os estudos sobre a hereditariedade sofreram uma grande mudança depois da adoção dos princípios mendelianos, a partir de 1900. A proposta de Mendel que apareceu em seu artigo sobre a formação de híbridos (1866) baseada principalmente em estudos envolvendo cruzamentos experimentais de ervilhas do gênero *Pisum* admitia a existência de elementos celulares encontrados nos gametas responsáveis pela transmissão das características hereditárias os quais não se misturavam e que seguiam determinados padrões que não eram universais[6].

---

[3] Anya Plutinsky, *Modelling evolution* (Pennsylvania: University of Pensylvania, 2002).Tese de Doutorado, p.1.

[4] Vernon L. Kellogg, *Darwinism to-day (*New York: Henry Holt, 1907), p. 26, *apud,* Lilian A.-C.P. Martins, “William Bateson: da evolução à genética” , *Episteme* (8, 1999): 67-88, na p. 73.

[5] Kellogg, *Darwinism to-day,* p. 26, a*pud*; Martins, “William Bateson: da evolução à genética”, p. 73; Étienne Rabaud, *Le transformisme et l’expérience* (Paris: Félix Alcan, 1911), p. 68, *apud,* Martins, “William Bateson: da evolução à genética”, p. 73.

[6]Lilian Al-Chueyr Pereira Martins, “William Bateson e o programa de pesquisa mendeliano”, *Episteme* 14 (2002): 27-55, nas pp. 29-36.

William Bateson (1861-1926) publicou a tradução para o inglês do artigo de Mendel em seu livro *Mendel's principles of heredity: a defence* (1902), já trabalhava com cruzamentos experimentais envolvendo não apenas vegetais mas também animais como borboletas e galinhas. Juntamente com seus colaboradores (Leonard Doncaster, Reginald Crundall Punnett e Edith Saunders) procurou verificar se os princípios que Mendel tinha encontrado em ervilhas se aplicavam aos outros organismos. Além disso, buscou desvios dos padrões mendelianos propondo novas leis, desenvolvendo o chamado "programa de pesquisa mendeliano"[7]. Os resultados obtidos nos cruzamentos experimentais que Bateson realizou reforçavam a idéia da descontinuidade das variações e minimizavam o papel da seleção natural no processo evolutivo, priorizando o papel da evolução saltacional[8]. Na época, além de Bateson, diversos pesquisadores como Thomas Hunt Morgan (1866-1945), por exemplo, consideravam que a seleção natural sozinha, não poderia dar conta da formação de novas espécies[9].

O livro *Mendel's principles of heredity: a defence,* de autoria de Bateson, foi uma resposta às inúmeras críticas que haviam sido feitas por parte do biólogo Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) e do matemático e estatístico Karl Pearson (1857-1936) não apenas aos princípios mendelianos como também à forma pela qual Bateson os interpretava. Pearson e Weldon desenvolviam estudos estatísticos em populações sobre a herança de características que eram herdadas de modo contínuo como, por exemplo, a estatura do povo inglês, em cuja herança existe uma gradação de possibilidades entre estaturas mais baixas e as mais elevadas. Este tipo de estudo substanciava, portanto, a idéia de que a evolução era principalmente gradual e conferia um papel importante à seleção natural no processo[10]. As diferentes interpretações acerca do processo evolutivo bem como de aspectos

---

[7] *Ibid.*.

[8] Martins, "William Bateson: da evolução à genética", pp. 83-84.

[9] Plutinsky, *Modelling evolution,* p.17.

[10] Martins, "William Bateson: da evolução à genética", pp. 83-84.

relacionados à hereditariedade provocaram uma das mais acirradas controvérsias da história da biologia: a controvérsia mendeliano-biometricista. Esta se deu principalmente entre 1902 e 1906 na Grã Bretanha, envolvendo por um lado William Bateson, Charles Chamberlain Hurst e outros e, por outro lado, Weldon e Pearson e outros[11]. Esta dizia respeito, entre outros, a aspectos relacionados ao processo evolutivo (continuidade / descontinuidade das variações) e a relevância da seleção natural no processo[12].

Em 1900 partindo do estudo de Francis Galton (1822-1911) a respeito da herança em populações[13] e da lei da herança ancestral proposta por este autor[14], Wilhelm Johannsen (1857-1927) estudou uma variedade de feijão, o *Phaseolus vulgaris.* Seu objetivo era aplicar a uma grandeza quantitativa – o peso dos feijões –

---

[11] Ver a respeito em Lílian Al-Chueyr Pereira Martins, "Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas", *Filosofia. Unisinos* 8 (2, 2007): 170-190.

[12] Ver Martins, "William Bateson: da evolução à genética"; Martins, "Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas".

[13] Galton utilizou dados estatísticos quando escreveu *Hereditary genius* e *English men of science*, porém seus dados eram restritos às populações humanas. Ele então se voltou à experimentação e análise de material experimental não humano. Utilizando sementes considerando seu diâmetro e peso, publicando o resultado de suas investigações no seu artigo de 1877: "Typical laws of heredity" (Forrest, *Francis Galton: the life and work of a Victorian genius,* p. 187). Em seu trabalho notou que as sementes "filhas" não eram tão extremas como as sementes "mães" e estariam revertendo na média dos tipos ancestrais. Galton admitia que para cada aumento de uma unidade havia um aumento de um terço de unidade para a prole. Ele chamou esse fenômeno de "reversão". Posteriormente, Galton substituiu o termo "reversão" por "regressão", com conotação estatística, voltando ao seu estudo com a espécie humana. Quando Galton estudou a estatura, percebeu que as crianças filhas de pais altos não eram em média tão altas quanto seus pais e nem as crianças filhas de pais com estatura baixa tão baixas quanto os seus pais. Galton explicou esse achado da seguinte forma: as crianças herdariam parcialmente de seus pais e parcialmente de seus ancestrais as características [Derek W. Forrest, *Francis Galton: the life and work of a Victorian genius,* (New York: Taplinger Publishing, 1974), pp. 187-190].

[14] A lei da herança ancestral admitia que os descendentes herdavam metade das características dos progenitores; ¼ doa avós; 1/8 dos bisavós e assim por diante [Michael Bulmer, "Galton's law of ancestral heredity" , *Heredity* 81 (1998): 579-585, na p. 579].

o mesmo tipo de análise que Galton tinha aplicado à estatura em populações humanas. Neste tipo de planta as flores podem ser auto-fecundadas o que permite que se estude cada linhagem isoladamente, sem a ocorrência de cruzamentos indesejáveis. Após separar grupos de sementes de determinados pesos e fazer os seus respectivos indivíduos representantes reproduzirem-se separadamente observou que os descendentes de cada um deles apresentavam uma variação em relação ao peso médio. Entretanto, embora o tamanho fosse reproduzido, o mesmo não acontecia com essas variações[15]. Ele concluiu que a seleção dentro das linhagens puras não produzia nenhum novo deslocamento do tipo[16]. Esta visão era oposta à de Galton, Pearson e Weldon sobre o assunto e eles eram na época autoridades bastante respeitadas.

Desde 1904 o biólogo norte-americano Herbert Spencer Jennings (1868-1947), o personagem central desta tese, vinha fazendo investigações sobre organismos unicelulares, particularmente com protozoários[17], estudando aspectos hereditários e evolutivos, tendo publicado vários trabalhos. Na época havia outros estudiosos que também se dedicavam ao assunto como Édouard Maupas, Oskar Hertwig, Gary N. Calkins ou Karl Pearson, por exemplo. Entretanto, os métodos empregados por eles eram diferentes.

---

[15] Martins, *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação* (Campinas: UNICAMP, 1997), cap.3 pp. 3-24-3-25.

[16] Wilhelm Johannsen, "Heredity in population and pure lines. A contribution to the solution of the outstanding question in selection". Trad. Wilhelm Johannsen, Über Erblichkeit i n Populationen und in reinen Linien. (Jena: Gustav Fisher, 1903). Reproduzido parcialmente em: James A. Peters (ed.). *Classic papers in genetics* (Engewood Cliffs, N. J: Prentice Hall, 1959). Pp. 20-26, na p.21.

[17] Na época, os estudos com protozoários interessaram a vários pesquisadores que desejavam obter respostas sobre as relações entre a fisiologia e a psicologia. Esperava-se responder a questões tais como: Seriam os movimentos dos protozoários conscientes ou simplesmente fruto de processos químicos? Os protozoários teriam sensações apesar de não possuírem sistema nervoso? E sendo os protozoários indivíduos, como eles se comportariam em grupo? (Judy Schloegel & Henning Schimidgen, "General physiology, experimental psychology and evolutionism: unicellular organisms as objects of psychophysiological research, 1877-1918", *Isis* 93 (2002) 614-645, na p. 618).

Em 1909, por ocasião do centenário do nascimento de Darwin, Friedrich Leopold August Weismann (1834-1914), um forte defensor do princípio da seleção natural, acusado até mesmo de exagerar seu papel no processo evolutivo[18], proferiu uma conferência em Cambridge onde afirmou: "Podemos assumir [a teoria da Seleção Natural], mas não podemos prová-la em qualquer caso"[19]. Raymond Pearl (1879-1940) anos mais tarde comentou que desde então muita coisa havia mudado[20] levando em conta o intenso trabalho experimental que tinha sido desenvolvido nos oito anos após a conferência de Weismann.

Nessa seção apresentamos algumas informações que consideramos relevantes tanto em relação ao período que antecedeu às contribuições de Jennings como em relação ao que estava ocorrendo na época em que ele deixou suas contribuições. Outras informações serão dadas nos capítulos que se seguem.

1.2 JENNINGS: FORMAÇÃO E INTERESSES PROFISSIONAIS

Herbert Spencer Jennings (1868-1947) nasceu em uma pequena cidade ao norte de Illinois, situada na Califórnia, Tonica, que tinha apenas 500 habitantes. Seu nome lhe foi dado em homenagem ao filósofo evolucionista Herbert Spencer.

Tendo aprendido a ler aos três anos de idade, aos quatro Jennings já havia lido um livro de biologia que fazia parte da vasta biblioteca de seu pai. Além do prazer que sentia pela leitura tinha uma boa interação com as outras crianças, muitas delas seus parentes oriundos da grande família que vivia em Tonica[21]. Jennings foi educado em um ambiente liberal onde eram discutidas questões sociais, sendo incentivado à leitura e aos estudos, dentro da religião batista.

---

[18] Ver Martins, "Bateson e o programa de pesquisa mendeliano".

[19] August Weismann, *apud,* Raymond Pearl, "The probable error of a difference and selection problem", *American Naturalist* 51 (1917):65-91, na p. 65.

[20] *Ibid.*

[21] Tracy M. Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", *Biographical Memoirs* 5 (47, 1975): 143-224, na p 145.

Apesar de não ter enfrentado dificuldades econômicas, a família de Jennings não teve condições financeiras para financiar seus estudos superiores. Após terminar o ensino médio, nas escolas locais, ele estudou na *Illinois Normal* (atualmente *Illinois State University)*. Em 1886 Jennings começou a ministrar aulas em diversas escolas a fim de obter os recursos necessários para continuar seus estudos. Durante os três anos seguintes ele lecionou nos estados de Iowa e Illinois, obtendo o certificado de magistério na *Illinois State Normal School.* Nessa instituição ele teve contato com matemática, história e clássicos, participando de várias associações com seus colegas estudantes. De 1886 a 1887 ele retornou para seus estudos de ensino médio, onde teve contato com Thomas Brunk, um professor de botânica de Cornell, que se impressionou com a capacidade intelectual de Jennings convidando-o a lecionar no Texas. Em 1886 a mãe de Jennings faleceu[22].

Figura 1.1 – Herbert Spencer Jennings

[22] *Ibid.,* pp. 147; 148.

De 1888 a 1889 Jennings lecionou numa das melhores escolas da região, a *Quaker District of Putnan County.* Os assuntos iam desde o Latim até a Geometria. Porém, os alunos eram interessados e essa experiência foi bastante estimulante. Em 1889 ele foi convidado por seu antigo professor de Botânica, Brunk, para lecionar Botânica e Horticultura na qualidade de professor assistente no *Texas A. & M. College*, recebendo um salário altíssimo para a época ($600), que correspondia ao dobro do que ele recebia antes. Entretanto, ele assumira um cargo em um C*ollege* sem nunca ter freqüentado um *College.* Foi nessa ocasião que Jennings publicou seu primeiro artigo científico tratando de fungos parasitas da região e da descrição de uma nova espécie[23].

Entretanto, o fato de Jennings ter assumido um cargo sem ter concluído o curso superior e o fato de Brunk não ter dado a posição a outro homem, ao qual se alegava ter sido prometido, gerou uma forte oposição entre o grupo de Brunk e um outro grupo. O desfecho foi que vários membros da *Experiment Station* incluindo seu Presidente, seu Diretor, Brunk e Jennings foram convidados a se demitir. De acordo com Tracy Sonneborn, Jennings descreveu essas experiências de maneira bastante bem-humorada em sua última publicação em 2006 ("Stirring days at A and M")[24].

Tendo regressado a Tonica em 1890, Jennings se dedicou aos estudos para poder ingressar no ensino superior, contando com o apoio de seu pai. Ele foi bem sucedido e ingressou na Universidade de Michigan. A disciplina que mais lhe interessou foi Biologia, ministrada por Jacob Reighard. Durante este ano, Jennings leu o *Introduction to Philosophy* de John Dewey que teve um grande impacto sobre ele, especialmente suas críticas ao materialismo de Herbert Spencer. Com os recursos financeiros se esgotando, Jennings retornou a Tonica. Passou um verão bastante agradável desenvolvendo atividades como jogar *croquet* em companhia de Lulu Plant, na época namorada de seu irmão George Darwin, mas que quase cinqüenta anos depois viria a ser sua esposa. No outono de 1891, ele retornou a

---

[23] *Ibid.,* pp. 149; 150.

[24] *Ibid.*

Michigan devido à obtenção uma bolsa para trabalhar como assistente em Zoologia de Reighard [25].

Reighard era bastante exigente não só para com seus alunos mas também para com Jennings, seu assistente. As tarefas de Jennings incluíam coletar os organismos necessários para as aulas, fazer os pedidos de material para o laboratório, preparar e dar aulas práticas para os alunos; cuidar dos *notebooks* e fazer os registros de laboratório, entre outras coisas[26].

Durante o verão de 1892, Jennings trabalhou para a *Michigan Fish Commission*, recebendo $100 mais acomodação e alimentação. Isso permitiu que o pai de Jennings pudesse auxiliar o outro filho, George, em sua ida para Michigan. Em suas horas vagas, Herbert Spencer estudou os rotíferos que viviam nos lagos da região. Esse estudo que continuou por vários verões, teve como fruto diversas publicações e indiretamente conduziu à pesquisa de aspectos embriológicos dos rotíferos, que foi o assunto tratado em sua tese de Doutorado. Este estudo foi feito por sugestão de Reighard que pretendia obter auxílio financeiro para a pesquisa dos organismos que viviam nesses lagos. Mesmo, não contando com apoio financeiro, Jennings deu prosseguimento às investigações[27].

Durante 1892-1893 Jennings continuou trabalhando em Michigan como assistente de Reighard, tendo concluído sua graduação. Porém Reighard foi promovido e H. B. Ward ocupou seu lugar. Como Jennings, sem deixar de ser exigente, era mais atencioso com os estudantes, recebeu mais considerações por parte deles. Porém, ele começou a ficar descontente com as limitações dessa linha de trabalho, sentindo vontade de se dedicar a outras linhas de trabalho[28].

Em 1893 os planos de Reighard deram certo e ele obteve financiamento para a pesquisa nos lagos contando com a colaboração de outras pessoas além de

---

[25] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 152.

[26] *Ibid.,* pp. 152-153.

[27] *Ibid.,* pp. 153-154.

[28] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 155.

Jennings e Frank Smith. Jennings concentrou-se no estudo dos rotíferos mas dedicou suas horas vagas à leitura sobre teoria social, política e religião comparada[29].

Voltando para Michigan em 1983-1984 Jennings trabalhou como assistente de Reighard. A idéia era que Jennings auxiliasse seu antigo professor na disciplina anatomia dos mamíferos ("o curso do gato"). Porém, na realidade Jennings fazia todo o trabalho sozinho. Embora Jennings reconhecesse todos os méritos de Reighard, na época, considerava a situação bastante injusta. Ele começou a se arrepender de ter colocado sua carreira nas mãos de Reighard e pensou se não seria melhor ir para Harvard e lá desenvolver seu doutorado ou "encontrar qualquer espécie de lugar ou ir tão alto quanto suas habilidades naturais permitissem"[30]. Entretanto, quando foi para Harvard sua visão mudou, passando a valorizar intelectualmente muito mais o Prof. Reighard, que nessa época se tornara o Diretor do Laboratório (de 1895 a 1925)[31].

Para Jennings foi difícil deixar Ann Harbor. Ele gostava do trabalho e dos estudantes. Tinha inclusive se apaixonado por uma de suas estudantes, Mary Louise Burridge, de quem ficou noivo um pouco antes de partir[32].

Em Harvard ele desenvolveu sua tese de doutorado sobre a embriologia do rotífero *Asplanchna* sob a orientação do Professor Mark. Em 1895 Jennings concluiu seu Mestrado e em 1896 seu Doutorado, cujo assunto principal era zoologia e, secundariamente, incluía aspectos da botânica e geologia [33].

De acordo com Tracy Sonneborn, os dois anos que Jennings passou em Harvard foram extremamente ricos. O acesso ao excelente acervo da biblioteca da Universidade, o contato com seus colegas que incluíam William Castle, Ernst Mayr,

---

[29] *Ibid.*.

[30] *Ibid.*, p. 156.

[31] *Ibid*.

[32] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 157.

[33] *Ibid*.

Neal e Goto, com os quais podia discutir os problemas da biologia relacionados à hereditariedade, evolução e desenvolvimento, foram bastante motivadores. Seu orientador, Mark, lhe proporcionou liberdade e apoio e seus instrutores G. H. Parker (sistema nervoso e fisiologia dos órgãos dos sentidos) e Charles B. Davenport (fatores do desenvolvimento e morfogênese) o incentivaram bastante[34].

Durante o verão de 1895, no período compreendido entre os dois anos em Harvard, Jennings trabalhou no *Agassiz Laboratory* em Newport, em *Rhodes.Island.* Lá ele observou o desenvolvimento de invertebrados marinhos. Juntamente com Castle, Davenport, Mayr, Goto e Walter Cannon, explorou a região e desenvolveu interessantes discussões sobre o assunto. Antes de regressar a Harvard, passou duas semanas em Tecumseh, Michigan com sua noiva e visitou Ann Harbor onde foi bem recebido por Reighard[35].

Em Harvard Jennings obteve o *Fellowship* Morgan o que lhe permitiu estudar, pesquisar e participar das atividades culturais em Boston, além do reconhecimento acadêmico. Ele fez planos para ir à Europa, tendo começado a aprender alemão. Viajou então para Jena e esteve no laboratório de Verworn que trabalhava com *Paramecium.* Interessou-se por este protozoário e passou a investigá-lo publicando um artigo sobre as reações dos organismos unicelulares aos estímulos. De acordo com Sonneborn:

> Jennings relatou nesse primeiro artigo a agregação de paramecia em ácidos fracos e o mecanismo desta agregação, sua reação negativa às bases, a ausência de reação a certos compostos químicos e pressão osmótica, as respostas a certas combinações de estímulos e muitas outras observações básicas[36].

---

[34] *Ibid.*, pp. 157-158.

[35] *Ibid.,* pp.158-159.

[36] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 163.

Em Jena, Jennings participou das conferências de Verworn sobre a fisiologia geral, de Biederman sobre a fisiologia humana, de Liebman sobre psicologia e algumas poucas de Ernst Haeckel[37].

Após visitar Jena, Jennings foi para a Itália onde esteve na Estação Zoológica de Nápoles. Lá ele teve contato com Hans Driesch, Herbst, Richard Hertwig, Wilhelm His, dentre outros cientistas. Apesar de ter apoio de Reighard e Mark para ficar mais um ano na Europa, e a possibilidade da renovação de sua bolsa, Jennings decidiu regressar pois sentia saudades de sua noiva que passava um período difícil com o falecimento de seu pai após uma prolongada enfermidade. Entretanto, ele se preocupou com seu futuro tendo escrito para o amigo Frank Smith que ocupava uma posição segura na Universidade de Illinois: "Os zoólogos são muito freqüentes hoje em dia e isso me faz especular sobre o meu futuro"[38]. De fato, a competição era grande e apesar de todas as suas qualificações Jennings, ao retornar aos Estados Unidos, conseguiu apenas uma bolsa de instrutor em bacteriologia no *State College* em Bozeman[39]. Embora o salário não fosse ruim ($900), as condições físicas da instituição eram sofríveis. Além disso, a doença de sua noiva a impedia de voltar ao *College.* Ela havia ficado abalada com a perda do pai e estava cuidando da mãe que sofria de um câncer em estado avançado[40].

Jennings retornou a Michigan e finalmente se casou com sua noiva Mary Louise, em 18 de junho de 1898. O casal passava seu tempo velejando, sentado nas rochas, lendo a *Ilíada* e a *Odisséia* de Homero e fazendo o mapa de 24 plantas aquáticas de um braço do lago[41].

Em 1899 ele publicou três artigos II, III e IV da série "Studies on the reactions to stimuli in unicellular organisms". Seu trabalho com *Paramecium* no laboratório de

---

[37] *Ibid*.

[38] Jennings, *apud,* Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 164.

[39] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", pp. 164-165.

[40] *Ibid.*, p. 165.

[41] *Ibid.*, p. 168.

Verworn fez com que ele mudasse seu objeto de estudo dos rotíferos para os protozoários e da morfologia e distribuição para o comportamento [42].

Após o verão de 1889, Jennings assumiu seu cargo em Darmouth. Ele preparou para publicação diversos artigos baseado nas observações que havia feito incluindo "The psychology of a Protozoan", para um periódico de Psicologia. Completou também uma monografia sobre os rotíferos (1900), cujos desenhos foram feitos por sua esposa. No ano seguinte lhe foram oferecidos dois empregos: a posição em Botânica, em Darmouth e uma bolsa de instrutor em Zoologia em Michigan. Ele aceitou a segunda[43].

Durante a estadia de Jennings em Darmouth, ele conviveu com Raymond Pearl, que foi seu assistente. Este último havia feito sua tese sobre o comportamento em *Planaria* e participado por três verões de investigações nos lagos. Segundo Sonneborn, quando os Jennings deixaram Michigan, os Pearl ocuparam sua casa e quando Jennings deixou a Universidade da Pennsylvania para ir para a Johns Hopkins , Pearl assumiu seu lugar[44].

Os caminhos de Pearl e Jennings se cruzaram muitas vezes. Pearl trabalhou com Karl Pearson em Londres desenvolvendo a biologia matemática e estatística. Jennings também adotou um enfoque estatístico em seu trabalho. Durante a Primeira Guerra Mundial, Pearl foi o chefe da *Statistical Division of the Food Administration* em Washington e Jennings foi membro de sua equipe, cuidando da estatística do suprimento, necessidades e distribuição do açúcar[45].

Em 1918 Pearl também foi para a Johns Hopkins mas ocupou uma parte da universidade (*School of Hygiene and Public Health)* que ficava a cinco milhas distante de onde estava Jennings. Sete anos depois, enquanto Pearl recebeu apoio para criar um instituto de pesquisas biológicas na Johns Hopkins, Jennings não

---

[42] *Ibid*.

[43] *Ibid.*, p.169.

[44] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 169.

[45] *Ibid.*, pp.169-170.

obteve apoio nenhum. Porém, cinco anos depois, a Fundação Rockfeller deixou de apoiar Pearl e ofereceu uma bolsa bastante modesta para Jennings desenvolver suas pesquisas[46].

Apesar de seus interesses em comum, Jennings e Pearl tinham personalidades opostas. Pearl era agressivo, positivo, auto-confiante e autoritário. Por ocasião do falecimento de Pearl, em 1941, Jennings escreveu sua memória biográfica para a *National Academy of Sciences* em termos bastante elogiosos, que foi publicada em 1943[47].

Ao retornar para Michigan em 1900, Jennings entrou em conflito com Jacques Loeb e seu estudante Garrey. Este dizia respeito a diferentes visões da vida: como somente físico-química ou em um nível mais complexo, que ia além da físico-química. Os estudos de Jennings sobre o comportamento com *Paramecium* o levaram a adotar a segunda posição. Loeb e Garrey criticaram vigorosamente os artigos de Jennings aplicando-lhe o rótulo de vitalista [48] e Loeb era bastante influente e respeitado na época.

Em 1901, Reighard teve um colapso e precisou ser internado em um sanatório. Além de suas obrigações regulares, Jennings foi obrigado a dar um curso de Fisiologia, orientar estudantes, dar as conferências de Reighard sobre Anatomia comparada e o "curso do gato". Entretanto, Jennings estava no início da carreira. Ainda era um instrutor e se sentia bastante desanimado com a ciência em geral e com a vida acadêmica. Neste mesmo ano, ele foi promovido e assumiu o cargo de Diretor da pesquisa dos lagos no ano seguinte[49].

Em 1903 Jennings recebeu uma bolsa da *Washington Carnegie Institution* e um auxílio da Universidade de Michigan para passar um ano na Estação Zoológica de Nápoles. Nesse mesmo ano o pai de Jennings faleceu. Como estava com

---

[46] *Ibid.*, p. 170.

[47] *Ibid.*

[48] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p.173.

[49] *Ibid.*, p. 175.

dificuldades financeiras, elas foram assumidas por Jennings que ficou sibrecarregado[50].

O ano que passou em Nápoles foi muito proveitoso, pois Jennings teve a oportunidade de se dedicar à pesquisa, entrando em contato com biólogos como Hans Speman e o protozoologista Penard. Os resultados dessa pesquisa foram publicados em 1904 como "Contributions to the study of the behavior of lower organisms" pela *Wahington Carnegie Publications*[51].

De 1904 a 1906 os Jennings permaneceram na Pennsylvania. Esses anos foram bastante felizes pois os trabalhos de Jennings sobre o comportamento dos protozoários foram apreciados e ele recebeu diversos convites para fazer conferências. Porém, em 1905 ele teve problemas digestivos e perdeu muito peso. Entretanto, não conseguiu um afastamento de suas atividades profissionais para cuidar de sua saúde[52].

Em junho de 1905 ele visitou o *Tortuga's Laboratory* onde encontrou Mayr e William Keith Brooks que era o Diretor do Laboratório zoológico da *Johns Hopkins University.* Brooks havia sido *referee* do manuscrito de Jennings para a *Washington Carnegie Publications* e tinha interesse no trabalho de Jennings. Porém, Jennings não sabia disso. Ele pôde recuperar sua saúde e deu início à elaboração do livro *The behavior of the lower organisms*[53].

Em 1906 Jennings deu uma série de conferências na Universidade de Colúmbia, a convite de Edmund Beecher Wilson que era o chefe do Departamento de Zoologia na época. Ele repetiu as mesmas conferências no *Women's College* de Baltimore, a convite de Maynard Metcalf. Nessa ocasião foi convidado para ocupar o

---

[50] *Ibid.*, p. 177.

[51] *Ibid.*.

[52] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p.178.

[53] *Ibid.*

cargo de Professor associado[54] na *Johns Hopkins University* com o salário de $3000 e a promessa de suceder Brooks em seu cargo. Jennings comentou em seu diário: "Isso me espantou muito; parecia impossível. Mas, seguindo a máxima de que cada um deve aceitar suas oportunidades, eu aceitei"[55]. Entretanto, sentiu deixar a Philadelphia[56].

De acordo com J. C. Burnham, o livro *The behavior of the lower organisms* (1906) repercutiu positivamente em três áreas diferentes. Em primeiro lugar, Jennings diferentemente de outros investigadores que o precederam e estudaram protozoários, investigou as reações dos organismos individualmente em vez de generalizá-las ao comportamento do grupo. Pôde então se concentrar nos processos e padrões dos estímulos e respostas. Em segundo lugar, o livro questionava claramente, através de evidências experimentais, a teoria dos tropismos psico- químicos proposta por Jacques Loeb. Finalmente, trouxe os organismos unicelulares para o domínio da psicologia, desenvolvida por E. L. Thorndike em 1898, mostrando a existência de uma identidade em relação à natureza básica da reatividade em todos os animais, dos protozoários até o homem[57].

Sonneborn dividiu o período em que Jennings esteve no *Johns Hopkins* em duas etapas: uma dedicada à investigação (1907-1916) e outra a variadas atividades (1917-1937)[58]. Entre 1908 e 1916 Jennings e seus estudantes publicaram diversos artigos sobre a constância e variabilidade nas diversas linhagens de protozoários. Depois de 1916 Jennings se dedicou menos ao trabalho em laboratório. Ele publicou uma série de trabalhos de popularização da genética (como *The biological basis of*

---

[54] Em 1907 o título mudou para Professor de Zoologia experimental (J.C. Burnham, ""Jennings, Herbert Spencer". *In*: Charlton Coulston Gillispie, ed. *Dictionary of scientific biography,* vol., pp. 98-99, na p. 98.

[55] Jennings, *apud,* Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p. 179.

[56]Judith Johns Schloegel, *Intimate biology: Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the career of the American Protozoan genetics* (Indiana: Indiana University, 2006). [Tese de Doutorado].

[57] J.C. Burnham, ""Jennings, Herbert Spencer", p. 98.

[58] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p. 183.

human nature, 1930, por exemplo) e a discussão de questões filosóficas geradas pelos novos métodos e descobertas da biologia experimental [59].

De acordo com Sonneborn, os primeiros anos de Jennings no *Johns Hopkins* foram dourados pois ele tinha poucos deveres em relação ao ensino, amplas oportunidades para pesquisa e nenhuma responsabilidade adminstrativa[60]. Essa fase engloba uma parte do período estudado nesta tese.

Jennings exerceu o cargo de diretor do Laboratório de Zoologia da *Johns Hopkins,* a partir de 1910, durante vinte e oito anos, quando se aposentou. Este cargo havia sido ocupado anteriormente por Brooks, como mencionamos anteriormente. Entretanto, a nomeação de Jennings para este cargo não foi imediata e se arrastou por dois anos uma vez que Brooks havia falecido subitamente em 1908 e Jennings foi nomeado somente em 1910. Entre 1908 e 1910 ele manteve negociações com o *Rockfeller Institute for Medical Research* bem como com a Universidade de Princeton. O nome de Thomas Hunt Morgan chegou a ser cogitado para o cargo, mas a opção por Jennings de deveu, em parte, à familiaridade e identidade que ele tinha com as condições oferecidas por aquela Universidade já que havia se doutorado ali[61].

Na época da nomeação de Jennings, o departamento de biologia estava dividido em várias seções. A seção de fisiologia havia se alojado no curso de medicina, a seção de morfologia estava dividida entre zoologia e botânica e em 1909 um novo laboratório em fisiologia das plantas havia sido criado. A obtenção de verbas para o desenvolvimento das atividades do laboratório durante a sua gestão foi tarefa freqüentemente árdua, uma vez que havia a constante competição interna das

---

[59] Burnham, “Jennings, Herbert Spencer”, p. 99.

[60] Sonneborn, “Herbert Spencer Jennings”, p. 193.

[61] Judith Johns Schloegel, *Intimate Biology: Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the Career of American Protozoan Genetics* (Indiana: Indiana University, 2006), pp. 4 - 7.

demais seções alocadas no departamento de biologia, além das demandas do departamento de medicina[62].

Sob sua direção, o laboratório de zoologia transferiu-se para um novo prédio: *Gilman Hall*, que não havia sido projetado para abrigar atividades de pesquisa científica. Embora houvesse planejado uma expansão de seu laboratório, a partir da Primeira Guerra Mundial o número de estudantes diminuiu enquanto alguns membros do corpo docente estavam participando do combate. Neste período, o próprio Jennings trabalhou como estatístico no *Herbert Hoover's Food Administration*, programa de um departamento dirigido por Raymond Pearl (1879-1940), seu antigo aluno.

A partir de 1911 Jennings enveredou pela matemática da hereditariedade. De 1911 a 1917 analisou os resultados do endocruzamento sucessivo em *Paramecium*, que constituíram algumas importantes contribuições que serviram de base para o desenvolvimento da matemática das populações por Fisher, J. B. Haldane e Sewall Wright e seus seguidores. Mais tarde (de 1918 a 1924) ele se dedicou à análise da teoria do arranjo linear dos genes nos cromossomos, utilizando os dados sobre *crossing-over* e interferência obtidos pelo grupo de Thomas Hunt Morgan em *Drosophila*[63].

Durante a guerra, apesar dos esforços de Jennings, seu laboratório contava com apenas quatro docentes e, em 1925 este reduzido número de professores tinha sob sua tutela 18 graduandos em zoologia. O diminuto espaço para condução de pesquisas fez com que sua equipe trabalhasse no almoxarifado do museu, na biblioteca e até mesmo na estufa do departamento.

O período pós-guerra também trouxe para a Universidade Johns Hopkins, assim como para as demais universidades norte-americanas, novas perspectivas quanto ao ensino superior: um aumento da demanda de alunos procurando por qualificação técnica bem como um estreitamento da universidade com a comunidade, que passou

---

[62] *Ibid.,*

[63] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p. 188

a buscar por seus serviços. Esta nova política educacional foi criticada também pela direção da universidade que, estabeleceu em 1925 uma retomada aos ideais de pesquisa anteriormente adotados ali[64].

Após intensas discussões, o assim chamado "Novo Plano" foi implantado de forma tímida no outono de 1926, sendo abandonado a partir de 1930. Jennings se ressentiu com essa situação, mas mesmo assim, teve esperanças de obter de forma independente fundos para seu laboratório com a Fundação Rockefeller, se não para um novo laboratório, ao menos para as necessidades mais urgentes de seu corpo de pesquisadores[65].

Além da constante disputa por verbas com as demais seções dentro do departamento de biologia, bem como com as demais faculdades que realizavam pesquisas na área da biologia (como a faculdade de medicina e a faculdade de saúde pública) outro obstáculo se interpôs aos planos de Jennings: Raymond Pearl obtivera junto à Fundação Rockfeller uma considerável quantia para ser gasta entre 1925 e 1930 com a fundação de um Instituto de Pesquisas Biológicas através do qual ele tinha total liberdade em realizar estudos de genética, fisiologia e biologia humana de forma independente do restante da universidade. Além de não ter recebido a ajuda financeira esperada, Jennings passou a ter diante de si um novo competidor, que ameaçava assumir uma importância maior dentro das pesquisas biológicas da universidade[66].

Porém, Jennings conseguiu solucionar o problema de espaço mesmo sem a obtenção de verbas ao ocupar um prédio vago do departamento de matemática com seu novo laboratório de zoologia. O problema financeiro, entretanto, permaneceu inalterado até 1930, quando finalmente uma pequena verba da Fundação Rockfeller

---

[64] Sharon Kingsland, "A man out of place: Herbert Spencer Jennings at Johns Hopkins, 1906-1938", *American Zoologist* 27 (1987): 807-817, na p. 813.

[65] *Ibid.*

[66] Sharon Kingsland, "A man out of place: Herbert Spencer Jennings at Johns Hopkins, 1906-1938", p. 815.

foi recebida[67]. As condições difíceis para a obtenção de financiamento se mantiveram praticamente inalteradas até sua aposentadoria, em 1938.

Nos últimos dez anos de sua vida Jennings dedicou-se à pesquisa da genética em *Paramecium bursaria*. No ano de 1938 ele recebeu o título de Professor emérito, o que muito o alegrou mas ao mesmo tempo, sentiu muita tristeza com a doença e falecimento de sua esposa[68]. Em outubro de 1939 casou-se com a viúva de seu irmão, Lulu [69]

De acordo com Sharon Kingsland, durante sua permanência na Universidade Johns Hopkins, Jennings mostrou não ter habilidades de administrador ou de um homem de negócios capaz de enfrentar Pearl. Faltou-lhe uma maior agressividade e iniciativa para estabelecer relações estreitas com as grandes fundações doadoras de verbas. Mesmo após sua aposentadoria, Jennings continuou desenvolvendo suas pesquisas, transferindo-se em 1939 para a Universidade da Califórnia, tendo falecido em abril de 1947, em Santa Mônica[70], um pouco antes de completar setenta e nove anos.

---

[67] A divisão foi a seguinte: três quintos para o Instituto de Pearl, sendo os dois quintos restantes para serem divididos igualmente entre os demais laboratórios e seções do departamento de biologia. [Kingsland, "A man out of place: Herbert Spencer Jennings at Johns Hopkins, 1906-1938", p. 815].

[68] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p. 200.

[69] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", p.202.

[70] Kingsland, "A man out of place: Herbert Spencer Jennings at Johns Hopkins, 1906-1938", p. 815.

CAPÍTULO 2

O MATERIAL EXPERIMENTAL UTILIZADO POR JENNINGS EM SEUS EXPERIMENTOS: OS PROTOZOÁRIOS

Este capítulo tratará dos aspectos morfológicos, fisiológicos e taxonômicos dos organismos que Jennings utilizou em seus experimentos. Procurará estabelecer relações entre a maneira pela qual eles são vistos atualmente e como eram vistos na época considerada neste estudo (início do século XX). Além disso, comentará brevemente sobre as contribuições de alguns estudiosos sobre o assunto que precederam as contribuições de Jennings que serão discutidas nos capítulos 3 e 4 desta tese.

Desde a introdução dos microscópios na Europa, na primeira década do século XVII, um no mundo foi revelado. Antoni van Leewenhoek observou na água da chuva estagnada criaturas microscópicas, os animálculos ou infusórios. Durante o século XVIII se discutiu se eles eram seres vivos como os outros que se reproduziam a partir de outros seres que lhes eram semelhantes ou se eram gerados espontaneamente sem apresentarem características de verdadeira animalidade[71].

Durante o século XIX Carl von Siebold e Albert von Kölliker consideravam que os protozoários eram indivíduos apesar de apresentarem apenas uma célula. Já Christian Gottfried Ehrenberg admitia que eles eram organismos completos apresentando, portanto, as características fisiológicas e psicológicas dos animais superiores. Ernst Haeckel e Otto Bütschli defenderam que mesmo os protozoários

---

[71]Catherine Wilson, *The invisible world. Early modern philosophy and the invention of the microscope* (Princeton: Princeton University Press, 1997), p.3.; Judith Johns Schloegel, *Intimate biology. Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the career of the American protozoan genetics* (Indiana: University of Indiana, 2006). [Tese de Doutorado], p. 1.

mais complexos tanto morfologicamente como em termos de comportamento, eram organismos unicelulares[72].

Na Alemanha, o fato de os protozoários serem considerados simultaneamente organismos unicelulares e auto-suficientes, chamou a atenção dos investigadores que os levaram para o laboratório como os evolucionistas Haeckel e Max Verworn, por exemplo. De acordo com eles, todos os seres vivos, independentemente de sua complexidade, teriam em comum uma natureza fisiológica e psicológica que emergia de sua "celularidade'. Nas palavras de Judith Johns Schloegel:

> Uma vez que se havia demonstrado que as células eram a sede da vida, Haeckel e Verworn raciocinaram que os fenômenos da vida exibidos nos organismos multicelulares superiores poderiam – e deveriam – ser observados em suas formas mais simples, os "organismos inferiores" unicelulares ou protozoários[73].

O fato de os protozoários serem organismos elementares que apresentavam os processos vitais fundamentais continuou a estimular a pesquisa entre os evolucionistas alemães do final do século XIX. Foi justamente com esses cientistas que Herbert Spencer Jennings interagiu em Jena, em 1896, durante seu pós-doutorado, quando desenvolveu investigações no laboratório de Max Verworn.

---

[72] Schloegel, *Intimate biology: Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the career of the American protozoan genetics,* p. 2.

[73] Schloegel, *Intimate biology: Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the career of the American protozoan genetics,* p.3.

2.1 SISTEMÁTICA

Há mais de cem anos o termo Protozoa tem sido utilizado para caracterizar um filo, entretanto, não representa um grupo monofilético[74]. Tais seres vivos foram reunidos a partir das diferentes formas microscópicas daqueles organismos recebendo várias denominações como: animálculos, infusórios e finalmente, protozoários (termo cunhado por Goldfuss em 1818). Posteriormente, os protozoários e as algas foram agrupados sob a denominação de Protista, hoje considerado um reino[75]. Essa classificação tem sofrido modificações nos últimos anos, principalmente, com o auxílio da genética molecular que faz a comparação entre as moléculas de DNA procurando avaliar o grau de parentesco entre os vários *taxa* existentes[76].

Na época em que Herbert Spencer Jennings realizou suas investigações os protozoários eram considerados como animais (Reino Animal) sendo classificados dentro do filo Protozoa com as seguintes classes: Mastigophora, Sarcodina, Sporozoa e Infusoria (que vivem em infusão). Na classe Infusoria se reconheciam duas subclasses: Suctoria (os cílios nesses protozoários estariam presentes no estágio embrionário) e Ciliata (protozoários que apresentavam cílios durante toda a vida)[77]. Os critérios para a classificação desses organismos eram principalmente sua

---

[74] Grupo monofilético é o nome dado a "um conjunto de espécies que abrange uma ancestral e todas as espécies descendentes" (Amorin, *Fundamentos de Sistemática Filogenética* (São Paulo: Holos Editora, 2002), p. 32.

[75] Richard C. Brusca e Gary J. Brusca, *Invertebrados* (Rio de Janeiro:Guanabara/Koogan, 2007), p. 126.

[76] Atualmente o grupo Protista compreende os seguintes filos: Euglenida, Kinetoplastida, Ciliophora, Apicomplexa, Dinoflagellata, Rhizopoda bem como outros filos menores conhecidos como Stramenopila; Actinopoda; Granuloreticulosa; Diplomonadida; Parabasilida; Cryptomonada; Microspora; Ascetospora; Choanoflagelatta; Chlorophyta e Opalinida (Brusca e Brusca, *Invertebrados,* pp. 126-127).

[77] Gary N. Calkins foi um pesquisador norte-americano que realizou uma série de experimentos utilizando protozoários no período em que Herbert Spencer Jennings desenvolvia seus experimentos. Para Calkins os infusórios eram os mais especializados dentro dos protozoários

forma de locomoção. Os Mastigophora se locomoviam através de flagelos, os *Ciliophora* por cílios, os Sarcodina através de expansões do corpo e os Sporozoa que não teriam estruturas especializadas para a locomoção.

Os critérios adotados para a classificação acima descritos não sugeriam que houvesse qualquer relação filogenética entre as classes. Como as estruturas mencionadas para a locomoção, como os flagelos, se encontravam em vários tipos de células não podiam ser consideradas como indícios de que havia uma relação de descendência comum entre esses organismos [78].

Atualmente se conhece do grupo Protista cerca de 40000 espécies, entre formas viventes e fósseis que foram preservadas. Esse número é bem diferente do que se conhecia na época de Jennings (cerca de 15000 espécies)[79].

2.2 MORFOLOGIA

Os protozoários apresentam uma diversidade muito grande, porém, a maioria é unicelular e de tamanho microscópico (entre 2 a 200µm). Alguns se apresentam na forma de colônias e outros ainda se constituem de várias células. Apesar de não possuírem a mesma especialização das células dos metazoários, desempenham todas as funções vitais para a sobrevivência, fazendo uso da sua superfície delimitada por uma membrana para a troca de substâncias entre o meio externo e interno. Desta forma a relação entre a superfície e o volume da sua célula é

---

possuindo formas complexas de uma célula simples, sendo encontrados em poças, rios e mares. Calkins foi um dos pioneiros na descrição protozoários marinhos. Descreveu 72 espécies pertencentes a 52 gêneros encontrados em Woods Hole (Calkins, “The smallest living things. Life revealed by the microscope”, pp. 70; 80-81; Calkins, “Marine protozoa from Woods Hole”).

[78] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 126.

[79] Gary N. Calkins, *The smallest living things. Life revealed by the microscope* (New York: University Society, 1935) p. 71

importante, uma vez que um protozoário não poderia ser muito grande a ponto de prejudicar a distribuição de substâncias no seu interior[80].

A superfície da célula dos protozoários além de desempenhar função vital no que diz respeito à troca de substâncias também lhes confere uma integridade estrutural e protetora servindo como uma barreira contra a entrada de substâncias nocivas para a célula. Alguns grupos apresentam um espessamento da sua membrana. É através da sua superfície que os protozoários mantêm estruturas como pseudópodes, flagelos e cílios para se locomoverem[81].

Os Ciliophora (ciliados) dentro dos quais se encontra o gênero estudado por Jennings (*Paramecium)* são atualmente descritos como apresentando dois tipos de núcleos, um maior – macronúcleo - que controla as atividades gerais da célula contendo geralmente muitos conjuntos de cromossomos e o menor – o micronúcleo – que tem função reprodutiva e é geralmente diplóide. A reprodução assexuada geralmente é feita por fissão binária dividindo a célula de maneira transversal [82] (ver fig. 2.1).

---

[80] Alguns protozoários podem atingir alguns centímetros de tamanho. (Brusca e Brusca, *Invertebrados,* pp. 124 – 128; Edward E. Ruppert, Richard S. Fox e Robert D. Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* p.27).

[81] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 128; Ruppert, Fox e Barnes, *Zoologia dos Invertebrados,* pp. 27 -28.

[82] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 146; Lynn Margulis e Karlene W. Schwartz, *Cinco Reinos, um Guia Ilustrado dos Filos da Vida na Terra* (Rio de Janeiro: Guanabara/Koogan, 2001), p. 138.

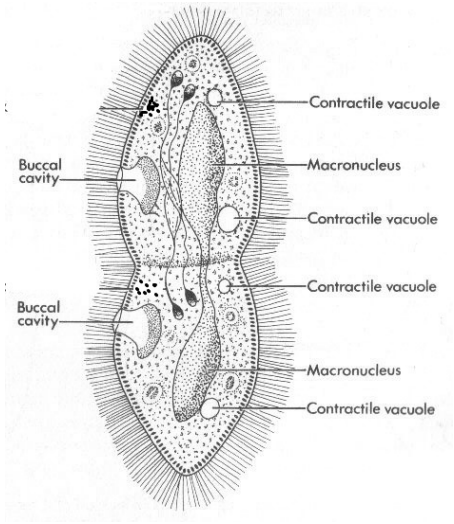

Figura 2.1 O desenho representa um *Paramecium aurelia* no início do processo de fissão binária transversa (Fonte: Robert W. Hegner e Joseph G. Engelmann, *Invertebate zoology*, p. 80).

Na época em que Jennings desenvolveu seus experimentos já eram conhecidos dois tipos de núcleo: um grande, que recebia a denominação de macronúcleo com formas variadas de tamanho e com função vegetativa e o outro pequeno esferoidal – micronúcleo – com função na divisão da célula e processo sexual[83].

2.3 REPRODUÇÃO

Sabe-se atualmente que os protistas apresentam uma grande variedade de possibilidades tanto em relação à reprodução assexuada como à reprodução sexuada. A reprodução assexuada pode se dar através da fissão binária[84] (a maioria se divide por fissão binária transversa), fissão múltipla ou por brotamento. Na fissão binária uma única célula se divide originando duas outras. A fissão múltipla se caracteriza por uma divisão do núcleo inúmeras vezes antes de acontecer a divisão

---

[83] Calkins, *The smallest living things. Life revealed by the microscope*, p. 82.

[84] A fissão binária principalmente no sentido transversal já era conhecida no início do século XX (Calkins, *The smallest living things. Life revealed by the microscope*, p. 82).

do citoplasma produzindo no final muitas células. No brotamento um protista adulto com muitos núcleos (multinucleado) se divide em duas células também multinucleadas[85].

A reprodução sexuada se dá principalmente através do processo de conjugação. Atualmente se sabe que através deste processo ocorre a recombinação genética. Em *Paramecium caudatum* há trocas de material micronuclear. Quando dois paramécios se encontram após o reconhecimento eles se orientam lado a lado e se prendem pela região oral. Em cada participante da conjugação (conjugante), o micronúcleo sofre duas divisões (equivalente à meiose) reduzindo assim o número de cromossomos pela metade (condição haplóide). Três dos micronúcleos filhos de cada conjugante se desintegram. Os micronúcleos que permaneceram sofrem então mais uma divisão mitótica produzindo os núcleos gaméticos. Um núcleo gamético permanece no seu "progenitor" enquanto o outro é transferido para o outro conjugante. Desta maneira cada conjugante envia um micronúcleo haplóide para o outro. O núcleo gamético que foi transferido para a célula vizinha se funde ao micronúcleo produzindo um núcleo diplóide – sincárion – e, após essa troca, as células que se separaram formam os exconjugantes[86].

Durante esse processo não houve ainda a integração desse novo material ao macronúcelo (é ele que se relaciona com as características gerais do protozoário conferindo-lhe um fenótipo). O macronúcleo de cada conjugante se desintegrou durante o processo de conjugação. O sincárion formado então se divide por mitose durante três vezes produzindo oito pequenos núcleos. Quatro desses oito núcleos crescem para se transformarem em macronúcleos. Três dos quatro núcleos remanescentes se desintegram e o micronúcleo que sobrou se divide duas vezes por mitose e na medida em que o protozoário sofre fissão binária para produzir

---

[85] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 131. Fox e Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* p. 30; Margulis e Schwartz, *Cinco reinos, um guia ilustrado dos filos da vida na Terra,* p. 138.

[86] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* pp. 147 – 148; Ruppert, Fox e Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* pp. 48 – 49; Margulis e Schwartz, *Cinco reinos, um guia ilustrado dos filos da vida na Terra,* p. 138.

quatro células filhas, cada uma delas recebe um dos quatro macronúcleos e um micronúcleo. Obviamente, na época de Jennings não se conhecia todos esses detalhes do processo e nem se utilizava boa parte da terminologia empregada nas descrições atuais mas se sabia que ocorria a troca de material genético durante a conjugação.

A partir do processo acima descrito, o produto final da conjugação e das fissões são quatro novos protozoários originados a partir do conjugante original [87] (Ver fig. 2.2).

[87] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* pp. 147-148.

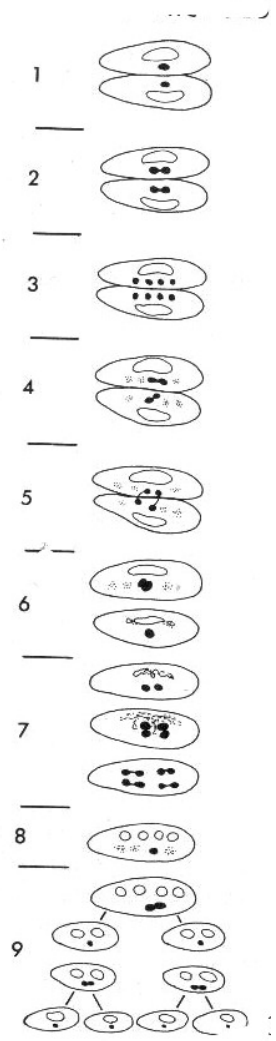

Figura 2.2 A seqüência de desenhos representa a conjugação de *Paramecium caudatum.* Os desenhos de 1, 2 e 3 representam duas divisões meióticas e a degeneração do macronúcleo; 4 a terceira divisão meiótica; 5 a fertilização; 6 o sincárion; 7 e 8 as divisões pós-zigótica e a formação do macronúcleo; 8 e 9 a última divisão micronuclear acompanhada da divisão da célula. (Fonte: Robert W. Hegner e Joseph G. Engelmann, *Invertebrate Zoology,* p. 82).

2.4 NUTRIÇÃO

Atualmente sabe-se que alguns protozoários são capazes de produzir o seu próprio alimento, sendo conhecidos como autótrofos. Outros precisam obter o

alimento do meio em que vivem incluindo a alimentação de outros protozoários: são os heterótrofos. Há aqueles que se utilizam dos dois mecanismos para a sua nutrição. Alguns protozoários apresentam uma região específica por onde o alimento entra na célula, o citóstoma. Uma vez dentro da célula, o alimento será digerido em uma estrutura denominada de vacúolo digestivo que contém enzimas digestivas. No caso dos ciliados o material não digerido é expulso para o exterior por um orifício de abertura permanente denominado de citoprocto. Os ciliados se nutrem de diferentes tipos de alimentos, alguns destes são filtradores, outros capturam seu alimento como, por exemplo, as algas e a maioria se alimenta de bactérias[88],

2.5 LOCOMOÇÃO

A locomoção dos ciliados é feita através do batimento dos cílios (curtos e comumente numerosos), que margeiam a sua superfície. Nos protozoários do gênero *Paramecium* o movimento descreve uma figura de hélice[89]. Atualmente este movimento é atribuído aos potenciais de membrana da célula. Quando a membrana está despolarizada os cílios batem para trás e o ciliado se locomove para frente, agora quando a membrana estiver polarizada os cílios batem em direção contrária e o movimento se dá para trás[90].

---

[88] Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 128; p. 141; Ruppert, Fox e Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* p. 28; p. 44; Margulis e Schwartz, *Cinco Reinos, um guia ilustrado dos filos da vida na Terra,* p. 138.

[89] Através dos batimentos dos seus cílios, alguns protozoários alcançam velocidade de 0,4 a 2mm/s, ou seja, 8 comprimentos do seu corpo por segundo como em *Paramecium* (Ruppert, Fox e Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* p. 42).

[90] São conhecidas mutações genéticas nos paramécios que resultam em um comportamento anormal em que o organismo apresenta longos períodos de reversão ciliar, o assim conhecido "*Paramecium* paranóico" (Brusca e Brusca, *Invertebrados,* p. 143; Ruppert, Fox e Barnes, *Zoologia dos invertebrados,* p. 19).

Na época de Jennings, se entendia que o movimento dos cílios também acontecesse a partir de estímulos formando uma onda de contração dando origem à locomoção dos ciliados[91].

Em 1901 Jennings publicou um artigo discutindo o movimento em muitos organismos como rotíferos, ciliados, flagelados e outros. Esses organismos se deslocam descrevendo uma espiral (helicoidal). Ele constatou que havia uma relação constante entre o "corpo" do protozoário e o eixo da espiral sendo que o mesmo lado do organismo estaria sempre dirigido para o lado de fora da espiral (Ver figura 2.3).

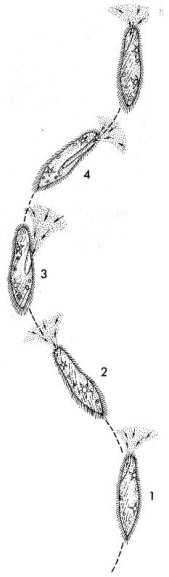

Fig. 2.3: Os desenhos representam um *Paramecium* se locomovendo em espiral. Os números 1, 2, 3 e 4 representam as sucessivas posições ocupadas pelo protozoário ao se locomover. A figura foi baseada no trabalho de Jennings (Fonte: Robert W. Hegner e Joseph G. Engelmann, *Invertebrate Zoology,* p. 77).

Através de diversos experimentos, Jennings observou que o "corpo" dos flagelados tinha uma forma assimétrica. Percebeu que para compensar a assimetria que faria com que eles não pudessem se deslocar em linha reta, fazendo círculos e perdendo a direção, alguns protozoários como o *Paramecium caudatum*

---

[91] Calkins, *The smallest living things. Life revealed by the microscope*, p. 81.

combinavam a revolução ao longo do seu eixo ao movimento para frente do organismo. Desta forma, o desvio contínuo de um lado seria compensado desde que o lado estivesse virando continuamente em uma nova direção[92].

Segundo o biólogo norte-americano, o movimento em espiral encontrado em protozoários acontecia porque na água não havia nenhum substrato sólido, assim o protozoário poderia se desviar para a direita, esquerda, para cima e para baixo Em casos em que o organismo entrasse em contato com objeto sólido, perderia o movimento rotatório como ele havia observado em *Loxodes.* A razão da perda do movimento descrito seria a presença de um número maior de estímulos no ambiente sólido limitando o movimento do organismo para a direita e esquerda[93].

2.6 A DESCRIÇÃO DO CICLO DE VIDA DOS PROTOZOÁRIOS NO INÍCIO DO SÉCULO XX

No início de um trabalho que publicou em 1902 Gary N. Calkins fez um breve histórico sobre os estudos que tinham sido desenvolvidos até então sobre a vida desses organismos. Ele comentou que para alguns pesquisadores como Ehrenberg os protozoários se renovavam durante seus ciclos de vida de forma infinita, tornando-se imortais. August Weismann era também partidário dessa visão. No entanto, para Felix Dujardin e Émile Maupas os protozoários teriam períodos de atividade alternados com períodos de descanso acabariam morrendo. O objetivo deste trabalho de Calkins era avergüar se o protoplasma não especializado dos protozoários se renovava ao longo do seu ciclo de vida ou se gradualmente este se exauriria e morreria de modo semelhante aos animais multicelulares[94].

---

[92] Jennings, “On the significance of the spiral swimming of organisms”, *The American Naturalist* 35 (413): 369-378, 1901, na p. 369.

[93] Jennings, “On the significance of the spiral swimming of organisms”, pp. 370 – 372.

[94] Calkins, “Studies on the life history of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum”, *Biological Bulletin* 11 (5): 229-244, 1906, na p. 192.

Com o intuito de testar se a conjugação produziria uma revitalização, Calkins desenvolveu uma série de experimentos.. Em um deles utilizou dois grupos diferentes de *Paramecium caudatum:* o grupo A proveniente das águas de Van Cortland Park, New York, e o grupo B obtido de Fort Lee, New Jersey. Os paramécios do grupo A e B se dividiram durante dois dias três vezes produzindo um total de 8 organismos em cada grupo, quatro destes foram isolados e o restante estocados. Os paramécios obtidos nesses dois grupos serviram para analisar a taxa de metabolismo, o crescimento, a reprodução, os períodos de vigor e depressão[95].

A taxa de divisão se manteve até a vigésima geração. Após este período os paramécios começaram morrer caracterizando o período de depressão que já havia sido mencionado pelo investigador Émile Maupas. De acordo com Calkins, após o período de depressão surgia o momento ideal para verificar a possível ocorrência do fenômeno de conjugação e seu efeito rejuvenescedor. Ele então modificou a dieta substituindo a cultura à base de infusão de feno por outras culturas[96]. Diversas culturas foram testadas com os paramécios como, por exemplo, a cultura feita a partir da infusão de vários vegetais. A adição de um pedaço de fígado na infusão de feno propiciou inicialmente um rápido crescimento e uma alta taxa de divisão, entretanto após um intervalo de tempo a taxa de divisão diminuiu. Com o intuito de reverter a diminuição da taxa de divisão, os paramécios foram transferidos para uma cultura de infusão de feno e após para uma outra cultura feita com pequenos pedaços de carne. Com isso, Calkins percebeu que a vitalidade foi restabelecida, entretanto, entretanto, não foi acompanhada por um rápido aumento da taxa de divisão como havia acontecido anteriormente na cultura feita com fígado mas os protozoários apresentavam-se maiores e mais vigorosos retornando às suas atividades. Porém, após um intervalo de tempo, morreram. O experimento de Calkins

---

[95] Calkins, “Studies on the life history of Protozoa. III The six hundred and twentiefth generation of Paramecium caudatum”, p. 194.

trouxe evidências de que a revitalização poderia acontecer sem a ocorrência do fenômeno da conjugação. Entretanto, constatou que os paramécios morreram depois da 198ª geração[97].

Dando prosseguimento aos seus experimentos, Calkins obteve culturas de paramécios a partir dos grupos A e B, dois subgrupos de A: A1 e A2 e dois de B, B1 e B2. Estes subgrupos foram tratados da seguinte forma: uma vez por semana os paramécios recebiam por 24 horas extrato de carne durante 4 meses. Após este período, os paramécios permaneciam somente no meio de cultura de infusão de feno. Outros dois subgrupos de paramécios de A e B: A3, A4, B3 e B4 foram tratados durante um mês com extrato de carne. Após este intervalo de tempo foram transferidos para um meio de cultura de infusão de feno. O objetivo deste experimento de Calkins foi comparar a vitalidade dos paramécios sob a ação de um estímulo regular. Após este período de experimentações, Calkins constatou que todos os paramécios se encontravam em boas condições. A taxa de divisão dos protozoários era praticamente a mesma, apresentando um declínio após 3 meses atribuído a uma elevação de 3ºC na temperatura do ambiente[98].

Os paramécios da série A dos experimentos de Calkins morreram após 570 gerações. A maioria dos protozoários da série B morreu após a 620ª geração. Seis paramécios sobreviveram da série B sendo transferidos para um meio de cultura feito com base em cérebro e pâncreas de carneiro. Três destes sobreviventes foram colocados no meio com cérebro e os outros num meio à base de pâncreas. Depois

---

[96] A dieta os protozoários era constituída por bactérias *Bacillus subtilis* encontradas na cultura de infusão de feno (Calkins, "Studies on the life history of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum", pp. 195 – 196).

[97] Calkins, "Studies on the life history of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum", pp. 195 – 196.

[98] Calkins, "Studies on the life history of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum", pp. 195 – 197.

de transcorridas 621 gerações Calkins constatou nas culturas a presença de protozoários normais e os transferiu para o meio usual: a infusão de feno[99].

Os resultados dos experimentos de Calkins levaram-no a concluir que o protoplasma dos paramécios poderia se manter, em princípio, de forma indefinida ratificando assim a idéia de "imortalidade" dos protozoários de Weismann. Para Calkins, a vitalidade dos paramécios tornava-se reduzida devido à mudança da composição química do paramécio ao longo do tempo. Porém, uma mudança na dieta destes restauraria o vigor. O pesquisador acreditava que o rejuvenescimento dos paramécios com a mudança da dieta como a de extrato de carne alterava a composição química destes, fenômeno análogo aconteceria com a conjugação[100].

Em contrapartida, outro pesquisador da época, Lorande Loss Woodruff, não aceitava a idéia da imortalidade dos protozoários. Para ele, os protozoários apresentavam um ciclo de vida que alterava a sua vitalidade estando sujeitos à morte. O ciclo destes protozoários, para este pesquisador, se caracterizava inicialmente com um alto potencial de divisão cessando com a morte[101].

Woodruff aceitava que a vida dos infusórios era cíclica com uma variação na taxa de fissão (aumento e após diminuição) estendendo sobre um variado número de ritmos, finalizando com a extinção da raça ao menos que fosse "rejuvenescida" através do fenômeno da conjugação ou uma mudança no ambiente. Ele acreditava na possibilidade de eliminar o ciclo de vida dos protozoários em relação à taxa de divisão sujeitando constantemente os organismos às variações do ambiente[102].

Woodruff concluiu com suas observações que o protoplasma dos protozoários quando sujeitos a um meio de cultura constante sofreriam modificações com a

---

[99] Calkins, "Studies on the Life history of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum", pp. 197 – 199.

[100] Calkins, "Studies on the life History of Protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum", pp. 201 – 202.

[101] Woodruff, "Further studies on the life cycle of Paramecium", *Biological Bulletin* 17 (4, 1909): 287-308.

[102] Woodruff, "Further Studies on the life cycle of Paramecium", p. 288.

redução de vitalidade resultando na morte. Entretanto, segundo o pesquisador, o protoplasma dos protozoários poderia passar por um processo de rejuvenescimento caso houvesse mudanças no meio de cultura, que aumentaria a capacidade de reprodução nesses organismos por um longo período de tempo. Ele observou que o protoplasma do *Paramecium aurelia,* por exemplo, dividiu-se milhares de vezes nos seus experimentos. Observou a produção de muitos paramécios normais quando submetidos às variações ambientais (diversos tipos de meios de cultura). Woodruff acreditava que quando o protoplasma dos paramécios estava sujeito constantemente à variação ambientais, seu ciclo de vida poderia ser prolongado[103].

Após observar que era possível obter um poder de reprodução "ilimitado" sem a presença de conjugação em *Paramecium aurelia,* Woodroff realizou uma série de experimentos com outra espécie de paramécio, *Paramecium caudatum,* para verificar se era possível obter os mesmos resultados[104].

Ele obteve uma cultura a partir do isolamento de uma espécime grande de *Paramecium caudatum.* Esta espécime isolada em lâmina com depressão, em 5 gotas de meio de cultura à base de infusão de feno. Ele acompanhou seu desenvolvimento durante 18 meses. Quando o paramécio se dividiu duas vezes produzindo 4 organismos, cada um deles foi separado em lâmina formando, desta forma 4 linhagens. Em intervalos de 24 horas foi feito o registro do número de divisões dos paramécios. A cultura com *Paramecium aurelia* serviu como controle para comparação. A cultura de *Paramecium caudatum* originou muitas gerações, todos os paramécios apresentavam características morfofisiológicas normais mesmo se reproduziam sem conjugação. Woodroff notou também que ambas as culturas de paramécios sob as mesmas condições apresentavam idênticas taxas reprodutivas[105].

---

[103] *Ibid.,* pp. 306 - 307.

[104] Woodruff, "Evidence on the adaptation of Paramecia to different environments", *Biological Bulletin* 22 (1): 60-65, na p. 60.

[105] Em relação à conjugação como um fenômeno capaz de rejuvenescer os paramécios, o autor relatou que embora a observação das culturas fosse diária não se poderia garantir que não tivesse

Os resultados dos experimentos de Woodruff sobre o ciclo de vida nos paramécios foram semelhantes aos de Calkins. No ciclo de vida dos paramécios, uma “raça” poderia exibir sinais de degeneração senil ao final dele, entretanto os organismos poderiam recuperar sua “saúde” e exibirem uma taxa normal de reprodução quando submetidos à outro ambiente parecido com o existente na natureza[106].

Ainda, segundo o autor, as culturas de *Paramecium aurelia* e *Paramecium caudatum* eram adaptadas a diferentes condições ambientais. *Paramecium aurelia* prosperou de forma indefinida no mesmo meio de cultura no qual o crescimento era desfavorável para *Paramecium caudatum* [107].

Woodruff atribuiu a discrepância dos resultados de diferentes pesquisadores a respeito da longevidade dos paramécios às variações existentes nas culturas de raças isoladas de protozoários estudados. A seu ver, era possível diante de condições favoráveis de ambiente os protozoários apresentarem um poder ilimitado de reprodução sem conjugação ou estimulação artificial[108].

---

ocorrido conjugações entre os paramécios (Woodruff, “Evidence on the adaptation of Paramecia to different environments”, pp. 60 – 64).

[106] Woodruff, “Evidence on the adaptation of Paramecia to different environments”, p. 64.

[107] *Ibid.,*pp. 64 – 65.

[108] *Ibid.,*, p. 65.

CAPÍTULO 3

AS CONTRIBUIÇÕES DE JENNINGS PARA A EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE: 1908-1910

Como vimos no capítulo 1 desta tese, o interesse pelos animais inferiores se manifestou bastante cedo na vida de Herbert Spencer Jennings (1868-1947). No verão de 1892, quando trabalhava para a *Michigan Fish Commission*, iniciou seu estudo sobre os rotíferos, aos quais deu prosseguimento nos dois anos que permaneceu em Harvard. Foi mais tarde, durante sua permanência em Jena, que ele começou a se interessar por *Paramecium,* investigando as respostas desses organismos aos objetos sólidos, gravidade, agentes químicos e a combinação desses estímulos entre si e com a corrente elétrica[109]. A partir de 1902 ele deu início à publicação de uma série de artigos sobre o assunto, alguns escritos individualmente e outros em co-autoria[110]. Em 1904 ele focalizou o comportamento dos organismos inferiores, incluindo *Paramecium,* dedicando-se a este assunto durante toda a década de 1900[111]. Porém, foi em 1908 que ele passou a se dedicar intensivamente ao estudo da hereditariedade, variação e evolução em organismos inferiores, especialmente em protozoários, o que fez até 1913. Essas investigações

---

[109] Tracy M. Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", *Biographical Memoirs* 5 (47, 1975): 143-223, na p. 162.

[110] Por exemplo, Herbert Spencer Jennings & E. M. Moore, "Studies on reactions in unicellular organisms VIII. On the reaction of Infusoria to carbonic and other acids, with special reference to the causes of gatherings spontaneously formed", *American Journal of Physiology,* 6 (5, 1902):233-250; Herbert Spencer Jennings, "Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms IX. On the behavior of fixed Infusoria (Stentor and Vorticella), with special reference to the modifiability of Protozoan reactions, *American Journal of Physiology* 8 (1902): 23-60.

[111] Por exemplo, Jennings, "The behavior of Paramecium. Additional features and general relations", *Journal of Comparative Neurology and Physiology* 14 (6, 1904):441-510.

coincidiram com o período em que os princípios de Mendel estavam sendo testados em um variado número de organismos em diversos países por diversos cientistas como William Bateson (1861-1926) na Inglaterra, Lucien Cuénot (1866-1951) na França, dentre outros.

Na época Jennings não foi o único a se interessar por protozoários. Havia outros estudiosos que também se dedicavam ao estudo de organismos como Émile François Maupas (1842-1916), Oskar Hertwig (1849-1922), Gary Nathan Calkins (1869-1943) ou Karl Pearson (1857-1936), por exemplo. Entretanto, os métodos empregados por eles eram diferentes dos adotados por Jennings.

Este capítulo discutirá sobre algumas concepções de evolução e hereditariedade a que chegou Jennings a partir dos resultados apresentados em diversos trabalhos publicados de 1908 a 1910 envolvendo experimentos que desenvolveu com o protozoário *Paramecium.*

3.1 OS EFEITOS DA SELEÇÃO NATURAL EM *PARAMECIUM*

3.1.1 O teste experimental da seleção natural

No final do século XIX, embora diversos cientistas aceitassem que a seleção natural era o principal meio de modificação das espécies, as investigações desenvolvidas até então como as de Hugo de Vries, por exemplo, não tinham esclarecido como ela agia[112]. Sabia-se que era possível fazer uma analogia entre o que a seleção natural fazia na natureza com o que o agricultor e o criador de animais faziam através da seleção artificial, conforme propusera Darwin. Porém, dentro da concepção empirista de ciência que se aceitava na época, era preciso encontrar fatos que indicassem como a seleção natural agia. Dentro do movimento geral que estava ocorrendo na biologia experimental norte-americana no sentido de

---

[112] Herbert Spencer Jennings, “Experimental evidence of the effectiveness of selection”, *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, nas pp. 141-142.

trazer novos materiais experimentais para o laboratório[113], Jennings que estava trabalhando com organismos inferiores desde o final do século XIX, decidiu realizar diversos experimentos com protozoários com o intuito de, entre outras coisas, testar experimentalmente a seleção natural.

Ele tinha consciência de que não era possível reproduzir a longa série de condições que teriam agido sobre o organismo quando ele viveu com indivíduos de gerações passadas, mas considerava possível estudar os processos que estão ocorrendo, controlando-os e analisando-os experimentalmente. A seu ver, isso poderia ser feito acompanhando diversas gerações de protozoários, como por exemplo, procurando averiguar, o que ocorria na passagem de uma geração para outra, observando que diferenças e semelhanças podiam ser detectadas entre os membros de sucessivas gerações. Os protozoários ofereciam ótimas condições para a investigação já que, como o próprio Jennings explicou, durante um único dia era possível observar a formação de várias gerações[114].

Jennings testou a seleção natural em relação às diferentes linhagens puras (que chamou mais tarde de "genótipos")[115], de diversos modos. Um deles consistia em colocar duas linhagens puras de *Paramecium* em uma mesma cultura e ver o que acontecia. Entretanto, nesses casos, Jennings observou que enquanto uma linhagem florescia, a outra perecia, o que inviabilizava o experimento. Mas no caso de serem colocadas várias linhagens puras diferentes em uma mesma cultura, elas

---

[113] Robert E. Kohler, *Lords of the fly. Drosophila genetics and the experimental life* (Chicago:University of Chicago Press, 1994), p. 24; Lilian Al-Chueyr P. Martins, "Um achado inusitado no laboratório de Morgan: a *Drosophila* de olhos brancos" *in*: Ana Maria Alfonso-Goldfarb & Maria Helena R. Beltran, *O laboratório, a oficina e o ateliê: a arte de fazer o artificial* (São Paulo:EDUC/FAPESP, 2002). Pp. 227-256, na p. 227.

[114] Herbert Spencer Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I". *The Journal of Experimental Zoology* **5** (4, 1908 a): 577-632, na p. 583.

[115] Nas próximas seções deste capítulo daremos esclarecimentos sobre esses conceitos.

se comportavam de modo diferente em relação às condições ambientais encontradas[116], o que permitia estudar a ação da seleção sobre elas.

Para Jennings, evolução era "a denominação geral que se dava aos processos fisiológicos que resultam na mudança de características de geração para geração"[117].

O estudo da seleção, segundo o biólogo norte americano, tinha como objeto as estruturas que persistem nos organismos. Nesse sentido, uma importante linha de investigação seria a busca de leis que procurassem explicar por que algumas combinações permanecem nos organismos nas sucessivas gerações enquanto outras não[118]. Ele assim se expressou:

> Por seleção ou a maior permanência de certas combinações, dentro do organismo, nós devemos procurar um entendimento de muitos dos mais importantes problemas da biologia, particularmente, daqueles que estão relacionados à adaptação[119].

3.1.2 O conceito de linhagens puras de Johannsen

Um importante conceito aceito e empregado por Jennings era a concepção de linhagens puras. Esta havia sido desenvolvida pelo fisiologista holandês Wilhelm Johannsen (1857-1927) em 1903 a partir dos resultados que ele obtivera com seus experimentos com feijões (*Phaseolus vulgaris)*.

Retomando o que comentamos no capítulo 1, o que caracterizava uma linhagem pura, era que todos os indivíduos que a constituíam representavam um mesmo

---

[116]Jennings, "Pure lines in the study of genetics in lower organisms". *The American Naturalist* 45 (1911): 79-89, na p. 84.

[117] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", *The Journal of Experimental Zoology* **5** (4, 1908 a): 577-632, na p. 580..

[118] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", p. 580.

[119] *Ibid.*, p.582.

"tipo", transmitindo sempre as mesmas potencialidades hereditárias a seus descendentes. Em 1909 Johannsen introduziu o termo *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 mensurável do organismo[120].

De acordo com Michael Bulmer, os experimentos de Johannsen eram bastante simples envolvendo a análise matemática e estatística, de forma semelhante aos experimentos mendelianos. Johannsen admirava Galton, a ponto de dedicar o livro que publicou em 1903 a ele. No entanto, desejava encontrar a razão biológica para a lei da regressão, proposta por Galton, que lhe parecia puramente estatística[121]. Em suas palavras:

> Um verdadeiro estudo biológico da hereditariedade não pode se satisfazer com tais pesquisas essencialmente estatísticas. Uma raça, uma população... não podem de modo algum, do ponto de vista do biólogo, serem sempre tratadas como homogêneas, mesmo quando as variações individuais são agrupadas em torno de um valor médio, presumivelmente 'típico' na maneira descrita pela lei do erro. Tal população pode conter um número independente de tipos, que diferem um do outro marcadamente, o que pode não ser perceptível de maneira nenhuma através da observação de uma curva ou tabela de freqüência empírica (...)[122].

---

[120] Martins, Lilian Al-Chueyr Pereira, *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação* (Campinas:UNICAMP, 1997), cap. 4, pp. 4-86 a 4-87; J. H. Wanscher, "The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period of 1903 to 1926", *Centaurus* 19 (1975): 125-47; Frederick B. Churchill, "William Johannsen and the genotype concept", *Journal of the History of Biology* 7 (1974): 5-30.

[121] Michael Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry* (Baltimore/London: Johns Hopkins University Press, 2003), pp. 218-219.

[122] Wilhelm Johannsen, *Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien* (Jena: Gustav Fisher, 1903), pp. 4-5, *apud,* Michael Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry* , p. 219.

Através da auto-fecundação Johannsen pôde estudar os diferentes tipos que existem dentro de uma população de feijões, em relação ao comprimento e peso. Ele semeou e plantou algumas sementes após tê-las medido e pesado deixando que elas se auto-fecundassem. Depois plantou de novo as sementes, deixando que elas se auto-fecundassem. Ele comprou um saco de sementes de feijão de um vendedor de sementes em 1900, e comparou seu peso com o peso de seus descendentes em 1901, como Galton havia feito com o diâmetro das ervilhas. Os resultados encontrados indicavam a mesma lei de regressão à média que Galton encontrara, mas o coeficiente encontrado por Johannsen (0,18) foi diferente do de Galton (0,33). Dando prosseguimento a seus experimentos, com o intuito de investigar se a regressão se devia à presença de diferentes tipos dentro da população, Johannsen produziu 19 linhagens puras semeando 19 sementes em 1900, pesando seus descendentes em 1901, e semeando uma amostra desses descendentes para produzir plantas em 1902. Os resultados mostraram regressão completa ao tipo médio, o que indicava que o coeficiente de regressão era zero. Havia também uma diferença grande entre os pesos médios das linhagens no mesmo ano, e entre os dois anos. Havia ainda uma variabilidade grande dentro de uma linhagem em cada ano mas Johannsen percebeu que essa variabilidade não era herdada. Isso o levou a concluir que uma população de feijões era composta por um grande número de "linhagens puras". O material hereditário e os fatores ambientais determinariam o peso das sementes[123].

Em 1903 Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) e Karl Pearson da escola biometricista, que eram seguidores de Galton, publicaram imediatamente uma resenha crítica do livro de Johannsen na revista *Biometrika.* Eles argumentaram que se a teoria das linhagens puras fosse verdadeira, a regressão ao peso médio de cada linhagem em 1902 sobre 1901 deveria ser igual à unidade uma vez que deveria ser deslocada pelo efeito constante do ano enquanto na realidade era

---

[123] Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry*, p. 220.

apenas 0,59. De acordo com Bulmer, a explicação é que o efeito do ano não é constante mas varia de linhagem para linhagem[124]. Johannsen respondeu que esse tipo de interação era normal e bastante familiar aos agricultores que sabiam que algumas linhagens de trigo se davam melhor que outras em solos mais ricos. O mesmo se aplicava a se darem mal em solos pobres[125]. Entretanto, de acordo com Bulmer, as críticas e argumentos de Weldon e Pearson não invalidaram as principais conclusões a que chegara Johannsen acerca das linhagens puras, ou seja, não há correlação entre descendente e progenitor dentro de uma linhagem pura e, consequentemente, a seleção não tem efeito dentro de uma linhagem pura [126].

Para Jennings, a idéia de "linhagem pura" ou "genótipo" que havia sido desenvolvida por Johannsen baseada nos seus estudos com feijões era bastante clara e podia ser utilizada nas investigações experimentais sobre a seleção, embora alguns autores modernos, como Karl Pearson, por exemplo, parecessem não ter entendido o seu significado. Para Jennings, consistia em um instrumento de análise bastante útil, independentemente dos resultados a que conduzisse[127].

No Encontro da *American Society of Naturalists* de 29 de dezembro de 1910, Jennings chamou a atenção de seus colegas para a importância de se discutir a idéia das linhagens puras[128]. Para ele, não se tratava de alguma coisa hipotética, metafísica ou puramente imaginária, como muitos pensavam. Ele assim se expressou: "O que eu desejo enfatizar é que essas coisas, qualquer que seja o modo pelo qual as chamemos, são realidades tão sólidas quanto a existência da diversidade de cachorros, gatos e cavalos"[129]. A seguir, ele conceituou genótipo: "O

---

[124] De acordo com Bulmer, esse fenômeno seria o que se chama atualmente de genótipo X interação do ano (Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry* , p. 221).

[125] Johannsen, "The genotype concept of heredity", *American Naturalist* 45 (1911): 129-145, na p. 145, *apud,* Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry,* p. 122.

[126] Bulmer, *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry,* p. 223.

[127] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", pp. 142-143; 145.

[128] Jennings, "Pure lines in the study of genetics of the lower organisms", pp. 79-80.

[129] *Ibid.* p. 80.

genótipo é meramente uma raça ou linhagem que difere de outras raças de algum modo" e foi a investigação feita em laboratório que mostrou a existência dessas linhagens[130].

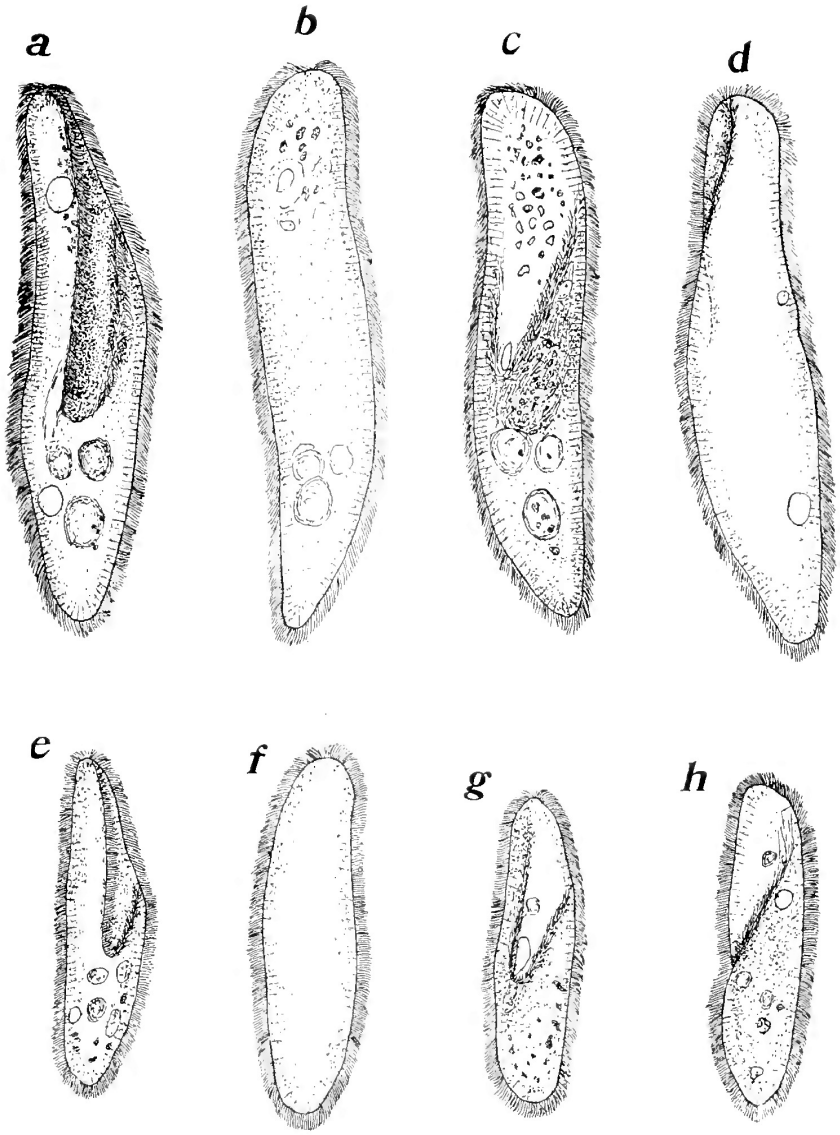

Figura 3.1. Indivíduos de uma cultura na qual havia as raças *k* (figuras a, b, c, d) e *i* (figuras e, f, g, h) de *Paramecium aurelia* convivendo durante três semanas. Fonte: Jennings & Hargitt, "Characteristics of the diverse races of Paramecium ", 1910, p. 519.

---

[130] Jennings, "Pure lines in the study of genetics of the lower organisms", p. 80.

Entretanto, como distinguir os diferentes genótipos (raças ou linhagens) de organismos inferiores? Nesse sentido, o biólogo norte-americano explicou:

▪ Através do tamanho, que em determinadas condições se mantém constante durante diversas gerações. Ele percebeu isso através de medições refinadas. Além disso, era possível prever os tamanhos que seriam encontrados nas sucessivas gerações e as predições, nesse sentido, eram confirmadas[131].

▪ Diferenças constantes na estrutura, com variações muito leves.

▪ Diferenças variadas em seus caracteres fisiológicos tais como: em relação à conjugação; ao tempo que levam para se multiplicar (12, 24 horas ou períodos intermediários), etc.

▪ Diferentes condições para a existência e crescimento [132].

3.2.3 Experimentos desenvolvidos de 1908 a 1910

Jennings considerava que "a seleção é meramente um nome dado para certos aspectos do caminho em que o processos do mundo ocorrem"[133]. Ele explicou que o estudo que ele iria realizar dependia do conhecimento que se tinha daquilo do que

---

[131] Ele distinguiu nessa ocasião, baseando-se nesse critério oito raças, embora dentro de cada uma delas houvesse pequenas variações devido às influências ambientais (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in paramecium, with studies of growth, environmental action and selection"', *Proceedings of the American Philosophical Society* 47 (1908): 393-546). Jennings e George T. Hargitt caracterizaram essas raças pela permanência das diferenças em tamanho nas várias gerações; forma do corpo e aspectos estruturais; diferenças em relação ao processo de conjugação; diferenças em relação à taxa de fissão; diferenças em relação às necessidades relacionadas à cultura e outros aspectos fisiológicos [Herbert Spencer Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of Paramecium", *Journal of Morphology* 21 (4, 1910): 495-561, na p. 496].

[132] Jennings, "Pure lines in the study of genetics of the lower organisms", p.83.

acontecia de uma geração para outra; quais as diferenças podiam ser encontradas normalmente entre membros de sucessivas gerações, ou seja, dos fenômenos normais relacionados à hereditariedade e variação. A partir daí poder-se-ia tentar modificar experimentalmente os processos e seus resultados procurando responder à pergunta: Como surgem as modificações que são herdadas? [134]

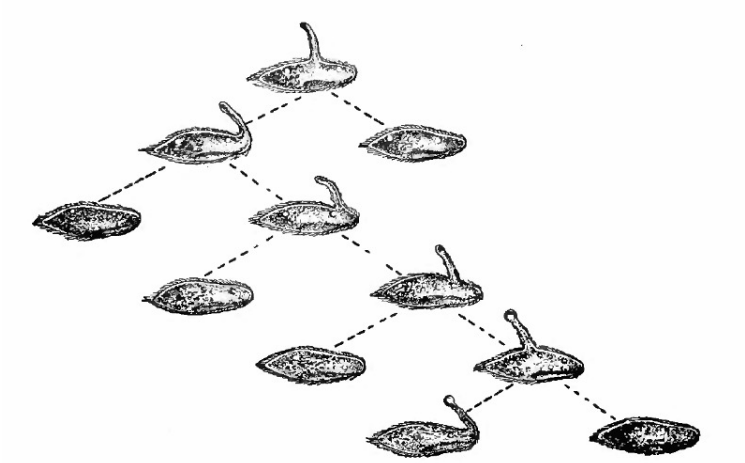

Figura 3.2. Quando um paramécio tem um espinho, este é transmitido apenas a um dos seus descendentes, durante a fissão, como mostrado neste diagrama. Fonte: Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. 1. The fate of new structural characters in Paramecium, in connection with the problem of the inheritance of acquired characters in unicellular organisms", *The Journal of Experimental Zoology* 5 (4, 1908), p.602.

Nesse sentido, ele procurou observar se algumas estruturas tais como o tamanho, espinhos em partes do corpo que caracterizavam o progenitor permaneciam na progênie ou não. Ele isolou diversos *Paramecia* que apresentavam essas características e permitiu que eles se reproduzissem acompanhando este processo. O método que Jennings utilizou para fazer o isolamento e a cultura foi o

---

[133] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. The fate of new structural characters in Paramecium, in connection with the problem of the inheritance of acquired characters in unicellular organisms", *The Journal of Experimental Zoology* 5 (4, 1908): 577-632, na p. 581.

[134] *Ibid.,* p. 583.

empregado por Calkins[135]. Os indivíduos foram colocados separadamente em lâminas vidro com concavidade, sobre três ou quatro gotas de feno, que era trocada diariamente ou pelo menos a cada dois dias. Os animais eram examinados pelo menos duas vezes por dia[136].

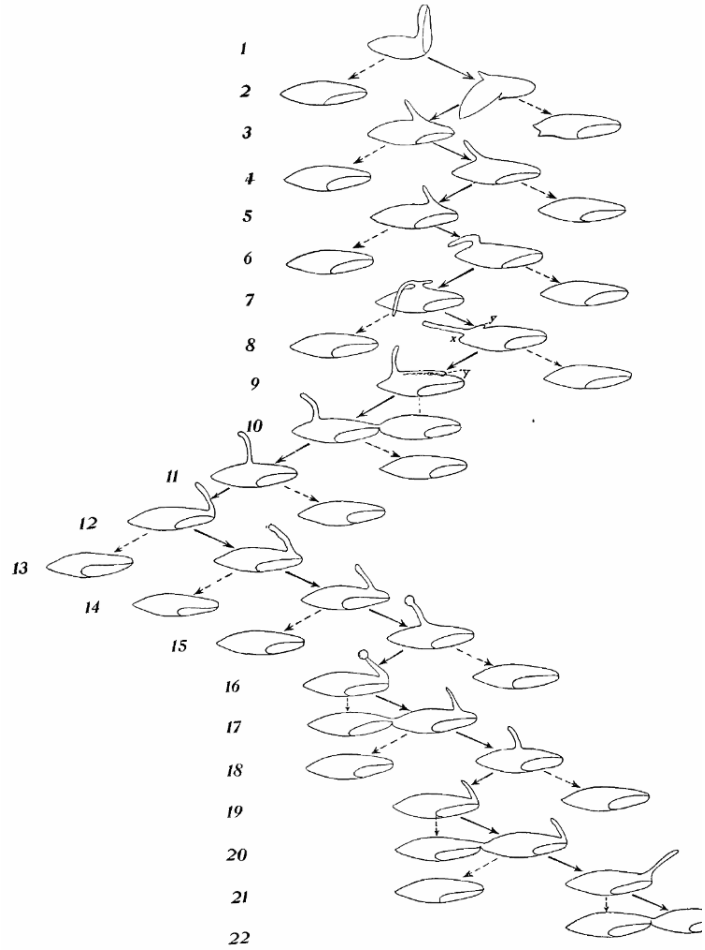

Figura 3.3. Diagrama mostrando 22 gerações de uma raça de paramécio com espinho, representando apenas os indivíduos de cada geração que contêm o espinho. Fonte: Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa.1",1908, p. 594)

---

[135] De acordo com Jennings, este método foi descrito em G. N. Calkins, "Studies on the life history of Protozoa. 1. The life history of *Paramecium caudatum, Archives fur Entwiklungs.-mechanik* 15 (1902): 139-186 (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa.I. ", p. 589).

[136] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. I…", p. 589.

Ele acompanhou o comportamento de várias estruturas que apareciam nos indivíduos por diversas gerações. No caso do espinho, por exemplo, ele observou vinte e uma gerações, percebendo que a cada geração esta estrutura era transmitida a apenas um dos indivíduos. Assim, na 6ª geração havia 32 indivíduos sendo que apenas um tinha o espinho. Na 12ª geração havia 1024 indivíduos, somente um com o espinho e na 22ª geração, dentre 2.097.152 indivíduos somente um com o espinho. A posição do espinho variava: às vezes estava localizado na parte anterior, às vezes na parte média e às vezes na parte posterior do corpo dos indivíduos[137].

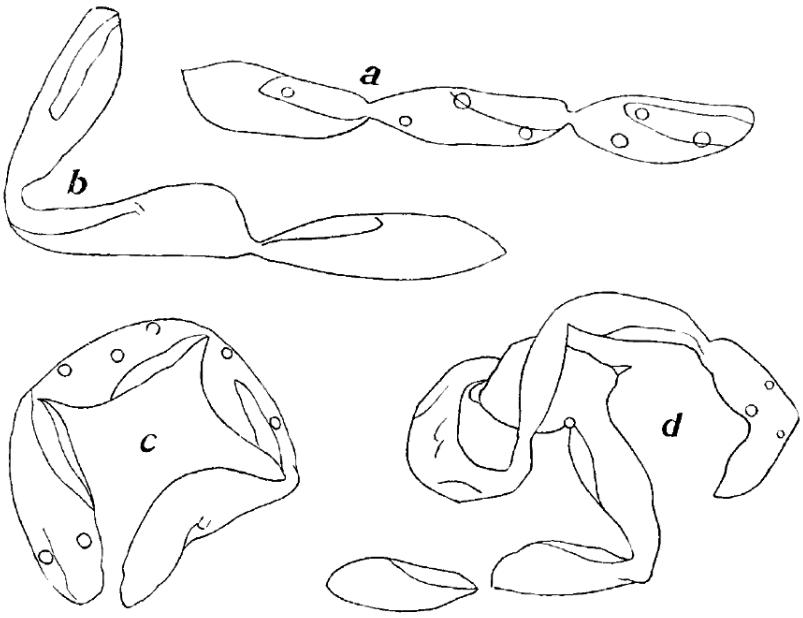

Figura 3.4. Jennings observou que podia ocorrer fissão incompleta dos paramécios, ou seja, ficavam unidos, formando uma cadeia de indivíduos interligados. (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. 1,1908, p. 619)

[137] Jennings, "Heredity, variation and evoution in Protozoa. I...", p. 599.

Ao acompanhar o comportamento dessas estruturas nas diversas gerações, Jennings percebeu que alguns indivíduos dentro dos diferentes grupos eram imperfeitos se comparados aos demais que constituíam o grupo. Alguns deles quando adultos apresentavam a propensão de permanecer unidos em cadeias com três, oito ou mais indivíduos. Como não conseguiam nadar ativamente permaneciam no fundo e se moviam de modo irregular. Assim, se alimentavam mal e não conseguiam evitar regiões perigosas. Em conseqüência dessas condições adversas os grupos unidos começavam a morrer. Outros se multiplicaram um pouco mais permanecendo unidos. No entanto, quarenta e oito horas depois de do isolamento do segundo lote de oito grupos, todos estavam mortos[138]. Jennings explicou esta extinção através da seleção natural. Ou seja, os indivíduos menos adaptados pereciam e os mais adaptados se reproduziam e deixavam descendentes.

Entretanto, segundo o biólogo norte-americano havia uma outra maneira através da qual a seleção natural agia levando à extinção dessas séries produzidas por fissão incompleta. Isso podia ser mostrado através do experimento que iremos descrever agora. A um considerável número da progênie *a* que continha tanto indivíduos separados como grupos unidos, foi permitido se acumular num vidro de relógio raso. Neste local os grupos unidos se desenvolveram bem pois recebiam bastante oxigênio e comida enquanto permaneciam no fundo. Enquanto isso numerosos indivíduos livres que permaneciam na superfície impediam a multiplicação das bactérias. Então a cultura foi transferida para um recipiente maior, com três polegadas a mais de profundidade. Nessas condições, a cultura se multiplicou bastante mas todos os grupos de espécimes que se apresentavam unidos desapareceram rapidamente. Porém, antes que isso ocorresse, Jennings observou eles haviam se deslocado para o fundo do recipiente cujas condições não lhes eram favoráveis. Enquanto isso, aqueles que permaneceram na superfície se multiplicaram[139]. Jennings explicou:

---

[138] Jennings, “Heredity, variation and evolution in Protozoa. I...”, p. 621.

[139] Jennings, “Heredity, variation and evolution in Protozoa. I.”, p. 622.

> Assim através da seleção continuada todos os espécimes que se multiplicaram pela fissão incompleta foram removidos, e em poucos dias a cultura continha somente indivíduos normais livres. Nas culturas mantidas em recipientes mais rasos, por outro lado, os grupos unidos persistiram por cerca de dois meses, como pudemos ver[140].

Jennings explicou que, nesse caso particular, tratava-se de uma nova característica cuja origem era conhecida, havia sido herdada durante muitas gerações e finalmente extinta pela seleção natural [141].

Dando prosseguimento a seus estudos, Jennings se dedicou à investigação da hereditariedade e variação do tamanho e forma em *Paramecium*. Ele desejava obter respostas para perguntas como: O tamanho em *Paramecium* é herdado? É possível obter por seleção raças pequenas e grandes de *Paramecium?*[142]

Em uma cultura típica de Paramecium, feita a partir de água de lagoa e vegetação em decomposição, que fora colocada em um recipiente de vidro circular, com nove polegadas de largura e três polegadas de profundidade, Jennings constatou a presença de dois conjuntos de protozoários que diferiam em relação às suas dimensões (comprimento e largura). Os protozoários encontrados em um dos grupos tinham aproximadamente o dobro do tamanho dos protozoários do outro grupo. Ele matou então 400 protozoários fixando-os com o fluido de Worcester[143] e

---

[140] *Ibid.*

[141] *Ibid.*

[142] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramecium, with studies of growth, environmental action and selection", *Proceedings of the American Philosophical Society* 47 (1908); 393-546, nas pp. 393-394.

[143] O fluido de Worcester, constituído por formol a 10% saturado com sublimado corrosivo, de acordo com Jennings, não ocasionava praticamente distorção se fosse utilizado corretamente. Os infusórios eram então colocados sobre uma ou duas gotas de água. As medições eram feitas sobre a lâmina, estando os animais no líquido que os matava ou em formol a 10%. Se eles fossem transferidos

medindo-os[144]. O comprimento dos membros de um dos grupos variava entre 84 e 144 mμ e o outro entre 164 e 224 mμ.

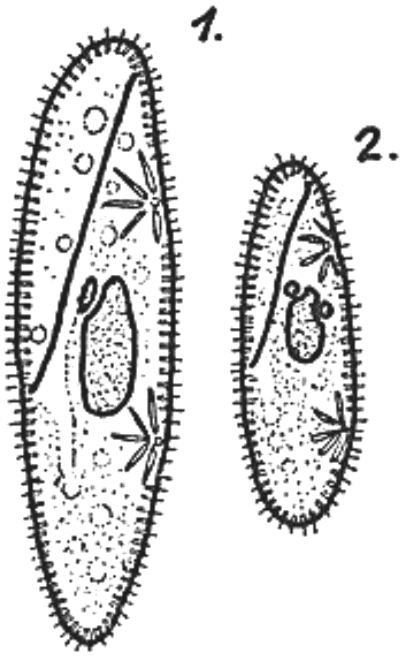

Figura 3.5. *Paramecium caudatum* (1) e *Paramecium aurelia* (2). O *Paramecium* caudatum é maior, tem extremidades mais pontudas e possui apenas um micronúcleo. O *Paramecium* aurélia é menor, mais arredondado e possui dois micronúcleos.

Jennings se perguntou se os dois grupos não poderiam ser considerados como consistindo em duas espécies diferentes, ou seja, apresentavam diferenciações

---

depois, a forma dos animais que eram fixados não se alterava. A maior parte das medições era feita diretamente com o micrômetro ocular. No caso de culturas com indivíduos maiores, a forma era projetada em um papel com a câmera, do modo descrito por Pearl, as extremidades de comprimento e largura marcadas com lápis e então medidas com a escala de projeção do micrômetro ocular (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramecium, with studies of growth, environmental action and selection", p. 397).

[144] Em um deles o tamanho variava entre 84 e 144 micrometros e o outro entre 164 e 224 micrometros. A partir dos dados encontrados, Jennings utilizou métodos estatísticos. Construiu polígonos levando em conta a correlação entre comprimento e largura.

permanentes? Na época, já se fazia a distinção entre duas espécies de paramécios incolores: *Paramecium aurelia* e *Paramecium caudatum* (ver fig. 3.4).

A primeira dessas espécies era menor do que a outra, com formato mais arredondado e possuía dois micronúcleos, enquanto que a segunda era maior, apresentava a extremidade mais pontuda e apresentava apenas um micronúcleo. No entanto, alguns autores haviam criticado essa classificação e sugerido que se tratava de uma única espécie. Sem se pronunciar inicialmente sobre a questão, Jennings adotou provisoriamente os nomes utilizados tradicionalmente, aplicando-os aos grupos que havia identificado[145].

Para saber se a diferenciação existente entre os dois grupos era permanente ou temporária ele permitiu que esses indivíduos se multiplicassem separadamente em culturas com água de feno fervida. Depois de variar os períodos de tempo tomou 100 indivíduos, pegos de cada uma das culturas ao acaso e os mediu, construindo polígonos de freqüência que comparou com os dois polígonos distintos feitos a partir da cultura original[146]. Ele preparou duas culturas que seguem e depois mediu os indivíduos de cada uma delas, da seguinte maneira:

---

[145]Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramecium, with studies of growth, environmental action and selection", *Proceedings of the American Philosophical Society* 47 (1908 b) **:** 393-546, nas pp. 402-407.

[146] *Ibid.,* p. 402.

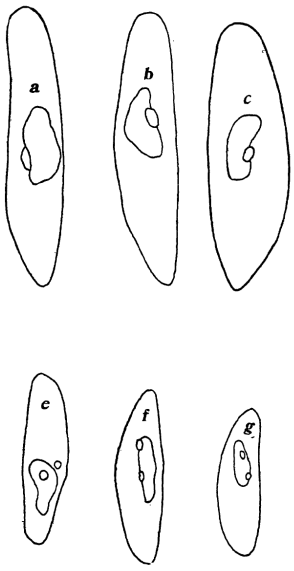

Figura 3.6. Espécimes característicos da cultura selvagem original. Os desenhos *a*, *b*, *c* representam a forma maior, *caudatum*. Os diagramas *e*, *f*, *g* representam indivíduos da forma menor, *aurelia.* Fonte: Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa'. II, 1908, p. 403.

▪ Selecionou cinqüenta indivíduos menores da cultura original, colocou-os juntos e permitiu que se multiplicassem durante doze dias medindo 100 deles (ver figuras 3.7 e 3.8, bem como a tabela 3.1). De acordo com Jennings, esse grupo correspondia ao grupo menor da cultura original, embora suas dimensões (comprimento e largura) fossem um pouco menores em relação à cultura original.

TABLE II.

Correlation Table for Length and Breadth of a Random Sample from Decendants of 50 of the Smaller Individuals from Culture 1, allowed to Multiply for 12 Days. (See polygons b, Diagrams 1 and 2.)

Breadth in Microns.	Length in Microns. 80	84	88	92	96	100	104	108	112	116	120	124	128	
20					1		2							3
24					3	3	4	5		1				16
28					6	8	10	8	5	1	1		1	40
32	1	1	1			3	9	8	4	3	2	1		33
36									1	3	3		1	8
	1	1	1	0	10	14	25	21	10	8	6	1	2	100

Length—Mean, 96.280 ± .552μ Breadth—Mean, 29.080 ± .212μ
St. Dev., 8.160 ± .388μ St. Dev. 3.320 ± .168μ
Coef. Var., 7.678 ± .368 Coef. Var. 12.100 ± .585

Mean Index, or Ratio of Breadth to Length, 27.428 per cent.; Coef. of Cor., .3768 ± .0579.

Tabela 3.1. Tabela de Jennings mostrando a correlação entre comprimento e largura dos paramécios, para descendentes de 50 indivíduos pequenos da cultura I. Esses dados se referem aos diagramas mostrados nas duas figuras a seguir (3.7 e 3.8).

▪ Selecionou dez entre os indivíduos maiores da cultura original (grupo A) e permitiu que se multiplicassem no mesmo recipiente também durante doze dias quando mediu 100 (ver figuras 3.7 e 3.8, bem como a tabela 3.2). Jennings percebeu que evidentemente a progênie desses dez correspondia ao grupo maior da cultura original, embora apresentasse leves variações.

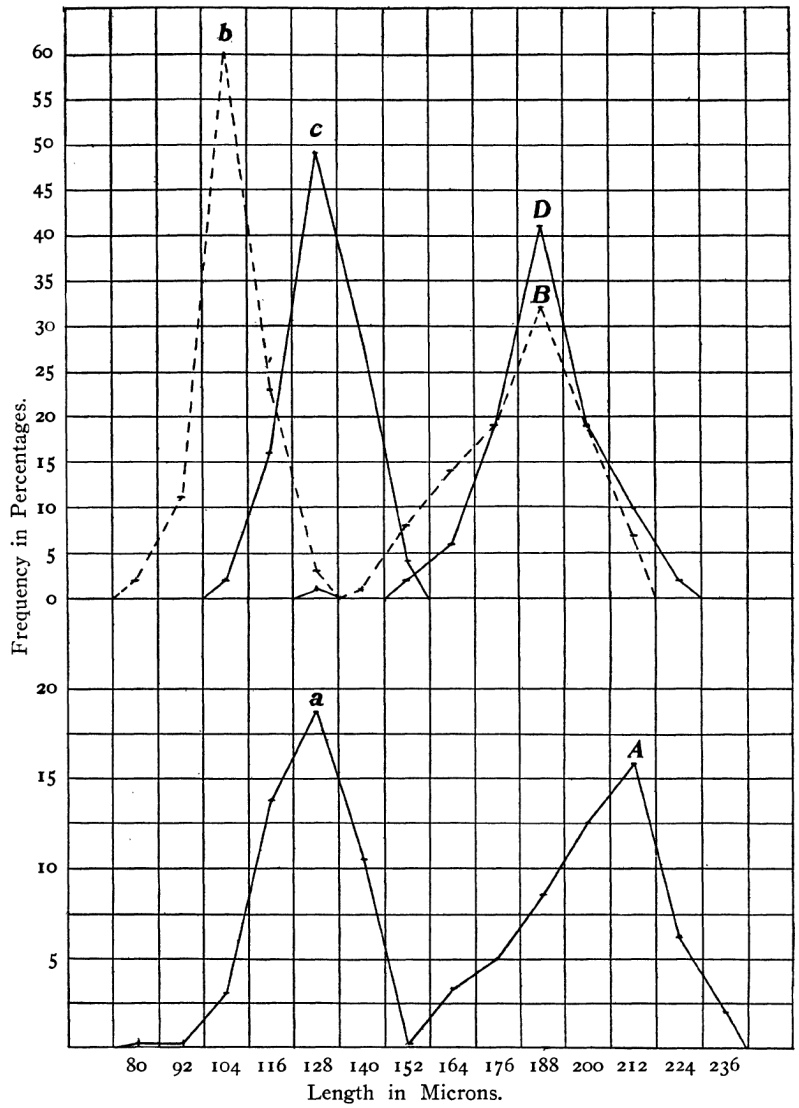

Figura 3.7. Diagrama de Jennings mostrando a distribuição de tamanhos (comprimentos) dos paramécios estudados na cultura I. Polígonos de variação de tamanho na cultura I e seus descendentes. *A* e *a* constituem o polígono para 400 espécimes escolhidos ao acaso na cultura original no dia 10 de abril de 1907. *B* é o polígono para 100 descendentes de dez dos maiores indivíduos da cultura I. *D* é o polígono para 100 descendentes de um único indivíduo grande da cultura I. *b* é o polígono para 100 descendentes de 50 indivíduos pequenos da cultura I. *c* é o polígono para 100 descendentes de um único indivíduo pequeno da cultura I. (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II, 1908, p. 400)

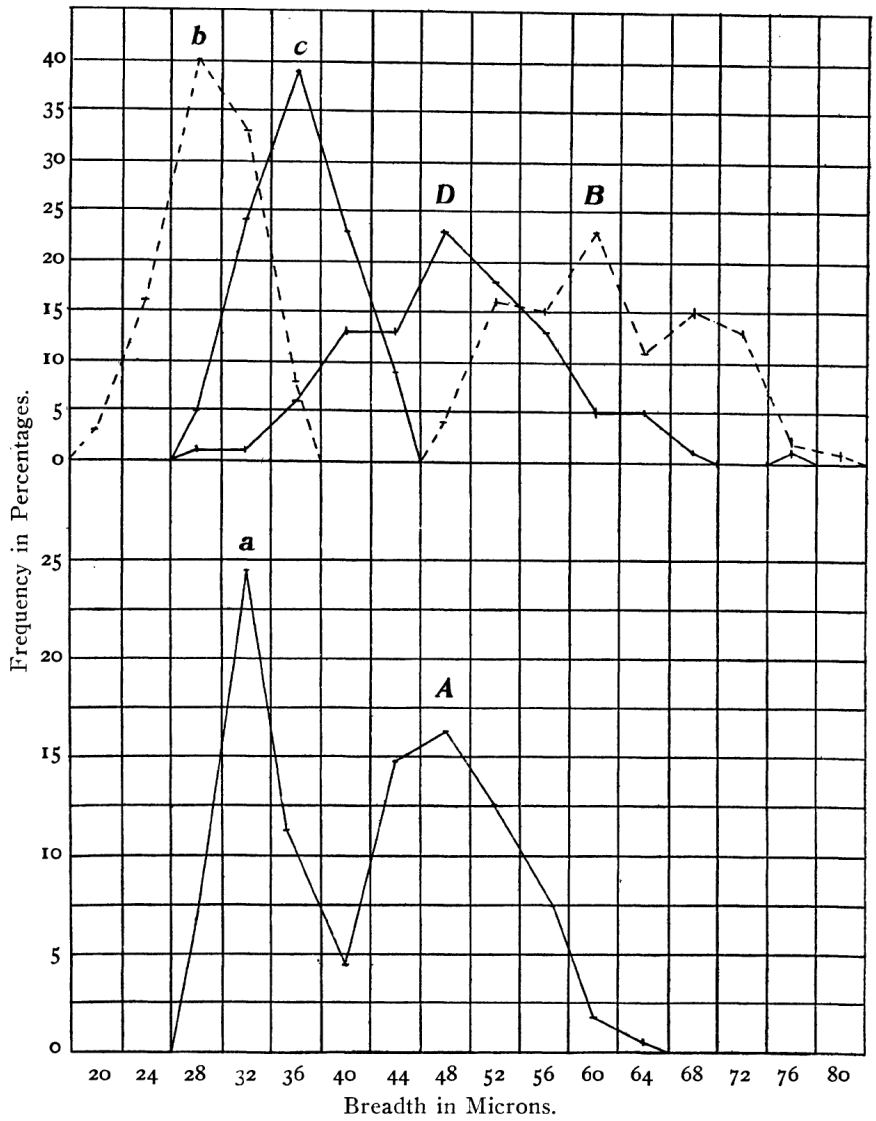

Figura 3.8. Diagrama de Jennings mostrando a distribuição de tamanhos dos paramécios estudados na cultura I. É semelhante ao diagrama anterior (fig. 3.7), porém lá era representado o comprimento, aqui é representada a largura dos paramécios. Polígonos de variação de tamanho (largura) na cultura I e seus descendentes. *A* e *a* constituem o polígono para 400 espécimes escolhidos ao acaso na cultura original no dia 10 de abril de 1907. *B* é o polígono para 100 descendentes de dez dos maiores indivíduos da cultura I. *D* é o polígono para 100 descendentes de um único indivíduo grande da cultura I. *b* é o polígono para 100 descendentes de 50 indivíduos pequenos da cultura I. *c* é o polígono para 100 descendentes de um único indivíduo pequeno da cultura I. (Jennings, Heredity, variation and evolution in Protozoa. II, 1908, p. 401)

TABLE III.

Correlation Table for Length and Breadth of a Random Sample from Descendants of 10 of the Larger Individuals from Culture 1, allowed to multiply for 12 Days. (See polygons B, Diagrams 1 and 2.)

Length in Microns.

Breadth in Microns.	144	148	152	156	160	164	168	172	176	180	184	188	192	196	200	204	208	212	
48		1		1	1			1											4
52			1	3	1	1	1	1	3		1	1	1	1				1	16
56	1		1	1	4		1	1			1	1	3		1				15
60					2	1	1	2		2	1	8	1	2	2	1			23
64								2	1	1	1	1	2	1	1		1		11
68							1			1	2		3	3	1	1	2	1	15
72									1	2	2	1	2	2		1		2	13
76														1	1				2
80										1									1
	1	1	2	5	8	2	4	7	5	7	8	12	12	10	6	3	3	4	100

Length—Mean, 182.760 ± 1.096μ Breadth—Mean, 61.360 ± .496μ
St. Dev., 16.264 ± .776μ St. Dev., 7.376 ± .332μ
Coef. Var., 8.899 ± .428 Coef. Var., 11.912 ± .576

Mean Index or Ratio of Breadth to Length, 33.652 per cent.; Coef. Cor., .5288 ± .0486.

Tabela 3.2. Tabela de Jennings mostrando a correlação entre comprimento e largura dos paramécios, para descendentes de 10 indivíduos grandes da cultura I. Esses dados se referem aos diagramas mostrados nas duas figuras anteriores.

TABLE IV.

Correlation Table for Length and Breadth of a Random Sample Descended from the single small Individual c, taken from Culture 1 and allowed to Multiply 63 Days. (See Polygons *c*, Diagrams 1 and 2.)

Length in Microns.

Breadth in Microns.	104	108	112	116	120	124	128	132	136	140	144	148	152	156	
28	1			2	1	1									5
32				2	6	5	5	3	3						24
36	1				3	8	8	7	5	1	4	1		1	39
40				1	1	2	5	3	3	4	3	1			23
44						1		1	2	2	2	1			9
	2	0	0	5	11	17	18	14	13	7	9	3	0	1	100

Length—Mean, 130.120 ± .628μ Breadth—Mean, 36.280 ± .260μ
St. Dev., 9.284 ± .443μ St. Dev., 3.880 ± .184μ
Coef. Var., 7.134 ± .342 Coef. Var., 10.700 ± .516

Mean Index or Ratio of Breadth to Length, 27.913 per cent.; Coef. Cor., .5208 ± .0492.

Tabela 3.3. Tabela de Jennings mostrando a correlação entre comprimento e largura dos paramécios, para descendentes de um único indivíduo *c* pequeno da cultura I. Esses dados se referem aos diagramas mostrados nas duas figuras anteriores.

▪ Selecionou o menor indivíduo da cultura original, *c,* (com 120 microns de comprimento). A ele foi permitido se propagar na cultura que não continha nenhum *Paramecium* por pouco mais de dois meses. Ver polígono *c*, figuras 3.7 e 3.8, bem como a tabela 3.3) Esses indivíduos correspondiam ao grupo menor (a) da cultura original com pequenas diferenças na largura (ver fig. 3.6)

▪ Isolou da cultura original um único indivíduo muito grande, *D,* (com cerca de 250 micra de comprimento) e permitiu que se propagasse durante dois meses. Depois escolheu ao acaso 100 espécimes e as mediu (ver polígono *D*, figuras 3.7 e 3.8, bem como a tabela 3.4)[147].

A partir do exame dos resultados apresentados nas tabelas e polígonos, Jennings constatou que as duas formas conservavam as suas características quando isoladas e propagadas e que esses resultados se repetiam. Ele manteve as linhagens distintas de cada um grupo [148].

Conservando as diferentes linhagens, Jennings procurou testar através de um grande número de experimentos se através da seleção e propagação era possível obter dentro de um único grupo raças que tivessem diferentes tamanhos médios[149] Entretanto, obteve resultados negativos. Ele comentou:

> A progênie de indivíduos grandes e pequenos (dentro de uma linhagem pura) *não mostrou diferenças características no tamanho.* Os espécimes maiores da forma *caudatum* produziram progênie no todo que não eram maiores que os maiores espécimes produzidos pelos espécimes pequenos da mesma forma, e ocorria o mesmo para o grupo *aurelia.* [...] [150].

---

[147] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramecium, with studies of growth, environmental action and selection", pp. 405.

[148] *Ibid.*

[149] *Ibid.,* p. 407.

Jennings percebeu depois que dentro de um grupo obtido a partir dos menores havia alguns mais longos mas não tão longos quanto aqueles do conjunto maior, concluindo então que "as diferenças que existiam não eram significativas e pareciam não se dever à hereditariedade mas em parte à natureza do meio"[151].

A partir das evidências encontradas nos diversos experimentos feitos Jennings chegou à conclusão de que "a seleção não surtia efeito dentro de uma linhagem pura; o tamanho era determinado pela linhagem à qual os animais pertenciam, e as variações individuais que ocorriam nos progenitores não eram efetivas na progênie" (Jennings, 1908b, p. 511). Segundo o autor, as variações que ocorriam em uma linhagem pura eram devidas ao crescimento e variações do meio, não sendo herdadas. Por outro lado, o tamanho médio era herdado e dependia das características fundamentais da linhagem pura. Jennings comentou ainda que os resultados que obtivera em *Paramecium* eram semelhantes aos obtidos por Johannsen (1903) em feijões e àqueles obtidos por Elise Hanel (1907) em *Hydra* [152]

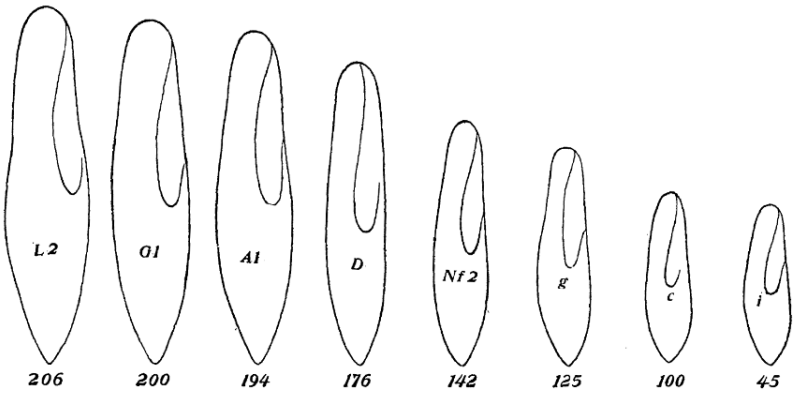

Figura 3.9. As oito "raças" de *Paramecium* isoladas por Jennings. Os comprimentos, em μm, estão indicados abaixo de cada figura (Jennings, "Heredity and variation in the simplest organisms", 1909, p. 326).

---

[150] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. II" (1908 b), na p. 408.

[151] *Ibid.,*,pp. 408-410.

[152] *Ibid.,,* p. 521.

Em um trabalho posterior (1909), dando prosseguimento às suas investigações, Jennings procurou averiguar como ocorria a herança de tamanho em *Paramecium.* Ele observou mais de 10000 indivíduos de *Paramecium* que foram mantidos em condições experimentais durante muitas gerações. Constatou que havia oito “raças” de *Paramecium* que diferiam entre si pelas dimensões dos indivíduos que as constituíam (Fig. 3.9).

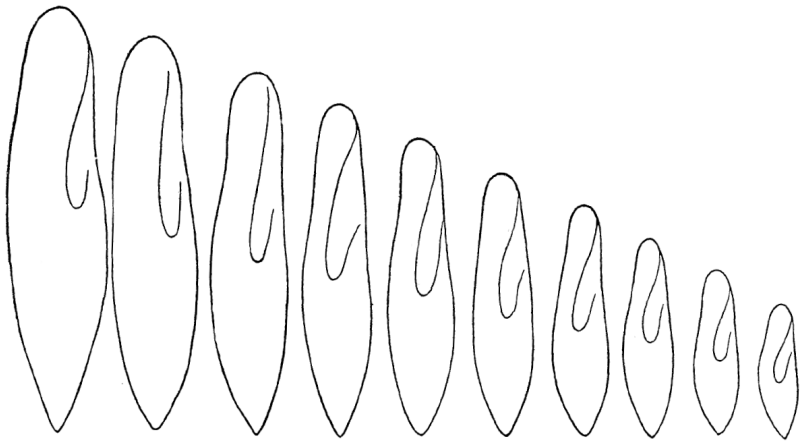

Figura 3.10. Diagrama de uma única "raça" de *Paramecium* (tipo D, da figura 3.6), mostrando a variação de tamanho dos indivíduos, que têm comprimentos de 80 a 256 μm (Jennings, “Heredity and variation in the simplest organisms”,1909, p. 327).

Misturou todas essas raças permitindo que elas se reproduzissem. Percebeu que em cada uma delas eram obtidos indivíduos que tinham determinadas dimensões. Isolou então por seleção várias raças permitindo que elas se reproduzissem. Constatou que, dentro de cada uma delas, havia pequenas variações em relação às dimensões (Fig. 3.11) mas que o tamanho médio era herdado. Jennings explicou:

> A maior parte das diferenças entre indivíduos é puramente temporária e não significativa para a herança; as outras são diferenças permanentes entre raças constantes. **A seleção sistemática e continuada não tem efeito**

sobre uma raça pura, e na mistura de raças seu efeito consiste em isolar as raças existentes, não em produzir algo novo"[153].

Desse modo, o biólogo norte-americano constatou que a seleção não agia dentro daquilo que ele considerava como sendo uma "raça pura"; não criava nada de novo mas somente isolava as raças que já existiam. Assim, as evidências encontradas confirmavam as conclusões a que havia chegado em estudos anteriores[154]. Além disso, se harmonizavam, por um lado, com a concepção das linhagens puras de Johannsen. Por outro, estavam de acordo com o que era aceito por Thomas Hunt Morgan (Morgan, 1903) e por Bateson na época, no sentido de que a seleção não podia criar nada de novo. Entretanto Jennings acrescentou que "a ciência era essencialmente incompleta e que esses resultados não eram finais"[155] sentindo, portanto, necessidade de realizar mais investigações sobre o assunto.

As evidências encontradas por Jennings em um estudo que ele publicou no ano seguinte (1910) corroboraram a idéia de que a seleção agia isolando as raças que já existiam. Ele utilizou, entretanto, uma cultura selvagem obtida, portanto, na natureza. Percebeu que, através da seleção progressiva foi possível obter dois lotes de protozoários, um dos quais tinha mais indivíduos que o outro e que as diferenças entre os indivíduos que os constituíam eram permanentes e hereditárias[156]. Estas consistiam na diferença de um a dois milésimos de milímetro no comprimento do corpo.

---

[153]Jennings, "Heredity and variation in the simplest organisms", *The American Naturalist* 43 (1909): 321-337, na p. 337; ênfase nossa.

[154] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa. I" (1908a); Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa II" (1908b).

[155]Jennings, "Heredity and variation in the simplest organisms", *The American Naturalist* 43 (1909): 321-337, na p. 337.

[156] Jennings, "Experimental evidence of the effectiveness of selection", *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, na p. 136.

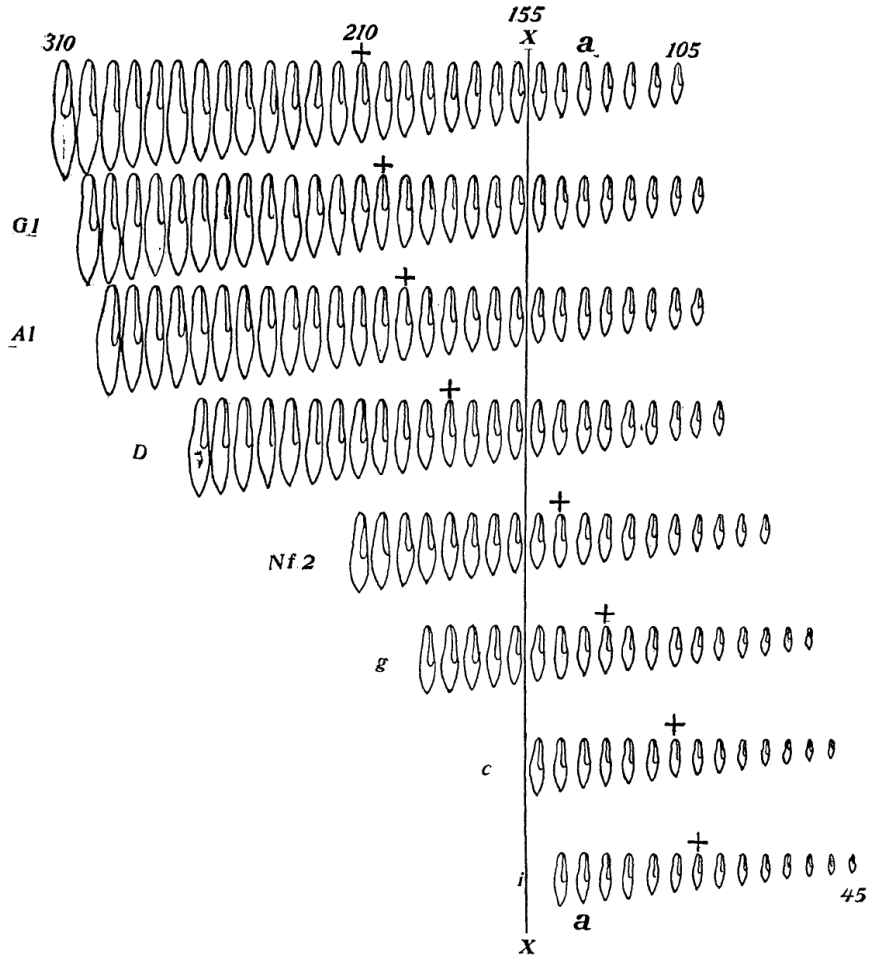

Figura 3.11. Diagrama das 8 "raças" de *Paramecium*, mostrando a variabilidade de tamanho dentro de cada tipo e comparando os vários tipos entre si. O indivíduo de tamanho médio dentro de cada raça é indicado por um sinal +. A linha vertical mostra o tamanho médio do conjunto com todos os tipos de *Paramecium*. Os números mostram o tamanho em μm (Jennings, "Heredity and variation in the simplest organisms",1909, p. 329).

Constatou que, de modo análogo ao que ocorrera nas culturas produzidas em laboratório, a seleção possibilitou o isolamento das formas que já existiam na natureza. Isto o levou a crer que:

Mas nossa seleção é somente um processo de purificação e quando se obtém

> finalmente uma raça pura, a seleção não tem o poder de ir adiante. Nós estaríamos completamente no escuro sobre o verdadeiro efeito da seleção se não tivéssemos em mente a idéia de "linhagem pura"[157]

Neste ponto, Jennings discutiu se seria adequado aplicar o conceito de "linhagem pura" de Johannsen a organismos que se reproduziam livremente. Sugeriu então utilizar o termo "genótipo" (grupo de indivíduos que durante um longo período de tempo produziam uma progênie completamente uniforme em suas características hereditárias e que não se dividissem em grupos menores) para se referir a uma "linhagem pura"[158]. Esse termo já havia sido proposto por Johannsen em 1909.

As evidências experimentais encontradas por Jennings (1910) levaram-no a acreditar que no caso podiam ser aplicadas várias proposições gerais aos fenômenos que havia estudado. Ele explicou:

> 1. A primeira proposição é esta: os organismos sobre os quais a seleção se mostrou efetiva são compostos por muitos genótipos - por muitas raças que diferem em seus caracteres hereditários. Sabemos que isso é verdade.
> 2. Segundo, de uma mistura de genótipos desse tipo é possível isolar por seleção qualquer uma das coisas que estão presentes - talvez em um grande número de diferentes combinações.
> 3. Mas de tal mistura *não é* possível obter por seleção metódica qualquer coisa que não esteja presente (salvo quando ocorrerem raras mutações).
> 4. Portanto, não é possível obter por seleção metódica qualquer coisa que esteja fora dos extremos das características genotípicas já existentes.
>
> Esta é talvez, na prática, nossa proposição mais importante, pois para

---

[157] Jennings, "Experimental evidence of the effectiveness of selection", *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, na p. 138.

[158] *Ibid.,* p. 139.

> que a seleção produza uma progressão da *Amoeba* até o homem, é evidentemente necessário que ela nos dê caracteres que estão além dos extremos daquilo que já existe.
>
> 5. Nossa quinta proposição é que no caso dos genótipos que cruzam entre si livremente, podemos obter um número indefinido de combinações de tudo o que está entre os extremos existentes – a variedade das combinações obtidas dependendo das regras da herança[159].

Jennings propôs então que os resultados obtidos através das investigações de Francis Galton (1788-1922) com ervilhas e com seres humanos podiam ser interpretados de um modo diferente daquele que havia sido proposto por este autor que tinha como base as leis da regressão e herança ancestral. Eles poderiam ser interpretados a partir das idéias contidas nessas cinco proposições e que, consequentemente, a interpretação que havia sido dada por Galton seria descartada. De acordo com Jennings, Galton havia confundido duas coisas totalmente distintas: a flutuação não hereditária (fenotípica) e as diferenças permanentes genotípicas (herdáveis)[160]

Galton acreditava na herança com mistura e que o descendente herdava uma parte das características dos progenitores e uma parte dos ancestrais (avós, bisavós, etc.). Preocupado com o fato de uma população se parecer em suas características, como um todo, durante muitas gerações, sendo que na média, cada casal se parece com os progenitores, realizou experimentos com ervilhas em 1885. Os resultados de seus experimentos indicaram que em cada classe de descendentes de ervilhas do mesmo tamanho, existe uma distribuição normal do tamanho das ervilhas-filhas, com um provável erro que é o mesmo em cada classe. Há uma reversão do sentido filial que segue uma lei linear. Ele procurou explicar a

---

[159]Jennings, Jennings, "Experimental evidence of the effectiveness of selection", *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, nas pp. 139- 140.

[160] *Ibid.*, p. 140.

regressão filial como resultado da reversão ao valores ancestrais juntamente com o fato de que os valores ancestrais se desviam menos da média do que os progenitores intermediários. Em 1897 ele enunciou a lei da herança ancestral onde os progenitores contribuem em média com ½ do total da herança do desecendente; os quatro avós com ¼ ; os oito tataravôs com 1/8 e assim por diante, sendo que a soma das contribuições dos ancestrais é igual a 1[161].

A investigação desenvolvida por Jennings mostrou que em *Paramecium*, ao contrário do que Galton pensava, a raça ou linhagem é absolutamente permanente. Embora os indivíduos de uma linhagem pudessem diferir entre si, essas diferenças não seriam herdadas. Assim, essas mudanças não forneceriam matéria prima para a seleção[162].

A pesquisa desenvolvida por Jennings com as "linhagens puras" mostrou que havia poucas modificações sobre as quais a seleção pudesse agir; que as diferenças grandes entre os indivíduos não eram significativas para a seleção ou para o processo evolutivo. Ele concluiu então que, o trabalho feito pela seleção ocorria com mais dificuldade e morosidade, mas mesmo assim era logicamente possível[163].

Jennings comentou ainda que enquanto nos estudos de Johannsen os genótipos dos feijões diferiam pelo peso em 2 ou 3 centésimos de grama em relação ao peso médio da semente, os genótipos de *Paramecium* diferiam em 2 centésimos de milímetro no comprimento[164]. Essas pequenas diferenças permanentes (hereditárias) e outras menores ainda não poderiam ter surgido por seleção mas, uma vez existentes, poderiam consistir em material sobre o qual a seleção poderia atuar. Os

---

[161] Francis Galton, "The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring", *Proceedings of the Royal Society* 61 (1897): 401-413.

[162] Jennings, "Experimental evidence of the effectiveness of selection", *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, na p. 137.

[163] Jennings, Experimental evidence of the effectiveness of selection. *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, na p. 144.

[164] *Ibid.,* pp. 144-145.

fatos encontrados neste estudo levaram Jennings a pensar que a evolução consistia principalmente em um processo lento e gradual onde ocorriam pequenas modificações[165].

Pearson embora também aceitasse que as variações eram contínuas e que a seleção natural tinha um papel primordial no processo evolutivo e que agia sobre modificações muito pequenas, questionou o conceito de "linhagem pura" empregado por Jennings considerando que ele, Pearl e Hanel pareciam confundir a ausência de herança de um caráter com a herança de uma linhagem pura[166]. Colocou em dúvida se as características consideradas eram de fato herdadas ou resultavam da influência do meio Entretanto, Raymond Pearl em um trabalho publicado sete anos depois considerou que a conclusão de Jennings estava bem fundamentada[167].

3.2 HERANÇA DE CARACTERES ADQUIRIDOS EM *PARAMECIUM*

Iremos inicialmente discutir sobre como Jennings via a hereditariedade em protozoários e qual era a sua posição acerca da herança de caracteres adquiridos nesses organismos, durante a primeira década do século XX.

Para Jennings, a hereditariedade de uma linhagem pura (ou genótipo) seria o modo pelo qual ela responderia às condições ambientais encontradas. Por exemplo, sob determinadas condições, a linhagem A apresentava indivíduos grandes enquanto que a linhagem B apresentava indivíduos pequenos, a linhagem C conjugava enquanto que a linhagem D não conjugava; a linhagem E se dividia rapidamente e a F vagarosamente ou não[168]. Ele assim se expressou:

---

[165] "Jennings, Experimental evidence of the effectiveness of selection", *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145, na p. 145.

[166] *Ibid.,* pp. 145-6.

[167] Raymond Pearl, "The probable error of a difference and the selection problem", *Genetics* 2 (1917): 78-82.

[168] Jennings, 'Pure lines in the study of the lower organisms", p. 84.

> Todos os efeitos ambientais são questões de hereditariedade quando comparamos tipos que diferem em suas reações ao meio; todas as características hereditárias são questões da ação ambiental quando comparamos indivíduos com a mesma hereditariedade sob condições ambientais efetivamente diferentes[169].

Para Jennings, o estudo da hereditariedade só fazia sentido se fosse feito através da comparação de dois casos concretos, procurando averiguar a que se deviam as diferenças entre eles e lembrando que diferença em hereditariedade significa "diferentes respostas ao mesmo ambiente"[170]. Continuando a discutir sobre o assunto, Jennings indagou como surgiriam as diferenciações em *Paramecium.* A resposta, a seu ver, seria que elas surgem aparentemente através da conjugação e dentro do genótipo[171]. Entretanto, ainda não se tinha um estudo conclusivo sobre o caso, o que significava que a análise experimental deveria prosseguir.

Na época, primeira década do século XX, a herança de caracteres adquiridos ainda era um assunto que interessava à comunidade científica. Ainda havia dúvidas sobre esta questão. Embora, no caso de organismos pluricelulares, fosse mais aceita a opinião de August Weismann (1831-1914) de que, em tais organismos, somente seria herdado aquilo que fosse modificado no plasma das células germinativas e, consequentemente mudanças no corpo (soma) desses organismos não seriam herdadas, havia evidências bastante fortes contrárias a essa posição que haviam sido obtidas a partir dos experimentos de Charles Edouard Brown-Séquard (1817-1894) com porquinhos da Índia.

Porém, mesmo no caso de se aceitar as evidências de Weismann, elas diziam respeito aos seres pluricelulares. Qual seria a situação no caso de organismos unicelulares como os protozoários, onde não há separação entre as células do corpo

---

[169] Jennings, "Pure lines in the study of the lower organisms", p. 84.

[170] *Ibid.*

[171] *Ibid.*, p. 86.

e células responsáveis pela reprodução já que esta ocorre geralmente por simples divisão? Será que as modificações que haviam sido adquiridas por esses organismos seriam transmitidas aos seus descendentes, à sua "raça"? Foi exatamente esta uma das questões que Jennings se preocupou em investigar.

Embora aceitasse que não havia herança de caracteres adquiridos em metazoários, Jennings considerou que seria possível que isso ocorresse em organismos unicelulares, como os protozoários, por exemplo[172].

A partir do exame realizado duas vezes por dia em diversas culturas de *Paramecium*, considerando a forma e estrutura, Jenninngs encontrou diferenças entre as diversas gerações. Por exemplo, ele constatou que uma estrutura semelhante a um espinho foi transmitida durante 21 gerações a uma parte dos descendentes. Nos 32 indivíduos da sexta geração, por exemplo, apenas um apresentava o espinho e na décima geração, de 1.024 indivíduos, apenas um apresentava. Ele constatou , entretanto, que nem sempre o "espinho" ocupava a mesma posição no indivíduo, que ele interpretou como sendo devido ao processo de crescimento que segue a fissão. Além dos "espinhos", Jennings observou que havia outras estruturas, como, por exemplo, certa peculiaridade da parte posterior do "corpo" que se mantinha nas sucessivas gerações.. A partir desses e outros casos, Jennings concluiu que "As características herdadas são uma *modificação do protoplasma da célula de tal caráter que faz com que ele se comporte diferentemente na reprodução daquele caráter"*.[173] Quanto às características que não são herdadas (como, por exemplo, mutilação de alguma parte do "corpo" durante a fissão), a ausência de herança ocorria porque não seriam "modificações do protoplasma que fizessem com que este comportasse de modo diferente no processo de reprodução". Em suma, ele concluiu que, para a característica fosse

---

[172] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", *The Journal of Experimental Zoology* **5** (4, 1908 a): 577-632, na p. 586.

herdada, era preciso que houvesse modificações no protoplasma[174]. Jennings explicou:

> *Para que seja herdado* (por mais de um indivíduo da progênie), a *característica deve ser o resultado de uma modificação tal da célula mãe que faça com que ela se comporte de um modo determinado na reprodução*. Não faz diferença se a célula mãe em questão é uma célula germinativa, em um Metazoa ou diferenciada em um Protozoa[175].

No exemplo do espinho, Jennings comentou que só seria uma característica herdada se uma modificação do protoplasma da mãe causasse na fissão esse apêndice em ambos os membros da progênie [176]. Ele explicou que a produção desse espinho se devia à presença em algum lugar de um composto químico, que reagiria com outra substância , produzindo um ponto sensível, onde o espinho surge[177]

A partir da análise de diversos casos concretos, Jennings chegou a algumas conclusões gerais tais como:

▪ As dificuldades encontradas em relação à herança de caracteres adquiridos são as mesmas para os protozoários e metazoários. A maior parte das características adquiridas durante a vida não é herdada.

▪ Para que um caráter possa ser herdado (por mais de um da progênie de modo a produzir uma raça) deve ser produzido *de novo* em cada geração. Isso ocorre na reprodução normal tanto de Protozoa como de Metazoa..

---

[173] Para Jennings para que um caráter fosse transmitido, deveria existir modificação na célula mãe, independentemente do indivíduo ser protozoário ou metazoário (Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", p. 622).

[174] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa I", pp. 589-622.

[175] *Ibid,.* p. 622.

[176] *Ibid,* p. 624.

[177] *Ibid.,* p. 627.

▪ A maior parte das características adquiridas durante a vida de um indivíduo não resultam de modificações da célula do progenitor de modo a causar mudanças no processo de reprodução de modo a produzir de novo essas características. Portanto, não são herdadas nem em Protozoa e nem em Metazoa.

▪ A busca pela origem de novas características que são herdadas (tanto em Protozoa como em Metazoa) deve ser feita experimentalmente buscando os agentes e processos que modificam permanentemente a célula de modo a fazê-la se comportar de modo diferente na reprodução[178].

Um ano mais tarde Jennings voltou a tratar da questão da herança de caracteres adquiridos em *Paramecium*, explicando que o problema não era tão simples como poder-se-ia imaginar já que no processo de reprodução os aspectos característicos do progenitor (como, por exemplo, o formato do corpo) desapareciam durante a fissão e reapareciam durante o crescimento dos jovens. Ele comparou a reprodução dessas criaturas à dissolução de um cristal no fluido mãe, sendo que o novo cristal aparece com a mesma forma e ângulos que apresentava aquele que lhe deu origem[179].

Em seus experimentos, após examinar um grande número de casos, Jennings encontrou evidências de que as características atípicas do progenitor não apareciam no descendente jovem que, em geral, apresentava a forma típica da raça. Concluiu que a nova geração dependia da constituição fundamental da raça e não da forma acidental do progenitor. Novamente fez uma analogia com o processo de cristalização pois, embora se pudesse mudar a forma característica dos cristais facilmente, após dissolvê-los e permitir sua recristalização seria obtida a forma original do composto que lhes dera origem. Ele acreditava que a maior parte das

---

[178] Jennings, “Heredity, variation and evolution in Protozoa I”, pp. 626-627.

[179] Jennings, “Heredity and variation in the simplest organisms”, *The American Naturalist* 43 (1909): 321-337, nas pp. 322-324.

formas atípicas em *Paramecium* era devida a uma alteração na constituição fundamental da raça mas que esta alteração não se reproduzia nos descendentes[180].

Neste mesmo trabalho (1909) Jennings investigou a possível herança do tamanho em *Paramecium*, um assunto que já havia sido tratado por outros autores como Karl Pearson (1902) e Raymond Pearl (1907) e que o próprio Jennings já havia abordado em um artigo anterior[181] bastante detalhado e extenso, onde empregara métodos estatísticos. Ele constatou que havia cerca de oito "raças" de *Paramecium* e cada uma se caracterizava por apresentar indivíduos de uma determinada dimensão e indagou: Será que espécimes grandes produziriam uma progênie constituída por indivíduos grandes e espécimes pequenos uma progênie constituída por espécimes pequenos? Com intuito de elucidar a questão, o autor isolou por seleção várias raças de diferentes tamanhos e percebeu que em cada uma delas o tamanho médio era herdado. Entretanto, notou também que, em cada raça (originada de um progenitor) o tamanho dos indivíduos variava bastante, o que ele atribuiu à quantidade da nutrição e outras condições relacionadas ao meio ambiente. Ele concluiu que os efeitos produzidos pelo ambiente não eram herdados. Além disso, que a herança não dependia do aspecto externo da célula do progenitor, mas da constituição fundamental da raça. Embora dentro de uma raça pudessem ocorrer variações, todos os indivíduos eram potencialmente o mesmo. Ele concluiu, a partir do exame de mais de 10.000 indivíduos mantidos por muitas gerações que:

> A maior parte das diferenças entre indivíduos é puramente temporária e não significativa para a herança; as outras são diferenças permanentes entre raças constantes. A seleção sistemática e continuada não tem efeito em uma raça pura, e na mistura das raças seu efeito consiste em isolar as raças

---

[180] *Ibid.,* p. .325.

[181] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa" (1908 b).

existentes, não em produzir algo novo[182].

3.3 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Nos estudos mencionados acima, Jennings se diferenciou de seus antecessores por analisar aspectos que até então não haviam sido estudados tais como a possível herança de determinadas estruturas (apêndices, espinhos, etc.) que apareciam nos progenitores em sua progênie. Por exemplo, em relação a *Paramecium caudatum,* dentro de uma cultura densa onde havia várias espécies diferentes, ele isolava esta espécie e observava diversas gerações. No artigo 1908 a ele observou 22 gerações duas vezes ao dia, constatando que em relação ao espinho ele foi transmitido somente para um indivíduo e, além disso, esta estrutura não ficou na mesma posição[183]. Ele estudou e fez medições em mais de 10.000 indivíduos, em condições experimentais acompanhando muitas gerações.

O estilo de Jennings é claro bem como seus objetivos. Ele sempre deu referência aos trabalhos de seus antecessores, seja para concordar ou discordar deles. Foi, além disso, bem minucioso na descrição de seus experimentos e na metodologia que empregou.

Tanto nos artigos de 1908 como no de 1909 ele foi bastante cuidadoso ao investigar a possível ocorrência de caracteres adquiridos, muitas vezes empregando métodos estatísticos como, por exemplo, o polígono de variações.

Sua posição quanto à transmissão dos caracteres adquiridos permaneceu a mesma nos artigos de 1908 e 1909, contrária portanto, à visão pesquisadores da época, como Charles Otis Whitman (1842–1910) que eram favoráveis à herança de caracteres adquiridos em protozoários quanto às modificações estruturais.

---

[182] Jennings, “Heredity and variation in the simplest organisms”, *The American Naturalist* 43 (1909): 321-337, nas pp. 326-336, na p. 326.

[183] Jennings, “Heredity, variation and evolution in Protozoa I”. *The Journal of Experimental Zoology* **5** (4, 1908 a): 577-632, na p. 589.

Em relação à seleção natural, a partir das evidências encontradas em seus experimentos feitos no período considerado, ele concluiu que ela não agia dentro de uma linhagem pura ou raça, concordando com Johannsen e discordando de Galton, Pearson e Weldon.

CAPÍTULO 4

AS CONTRIBUIÇÕES DE JENNINGS PARA A EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE: 1911-1912

Este capítulo que se inicia discutindo a caracterização das raças de *Paramecium* proposta por Herbert Spencer Jennings e George T. Hargitt em 1910, continuará tratando dos resultados a que chegou Jennings a partir dos experimentos com *Paramecium* no que tange aos aspectos evolutivos, principalmente em relação aos efeitos da seleção natural sobre esses organismos. Abordará também os resultados relacionados a alguns aspectos da hereditariedade nesses organismos, levando em conta as diferenças entre a reprodução sexuada e assexuada. O período considerado será de 1911 e 1912, mas voltará algumas vezes no tempo para recuperar aspectos importantes, ou avançará um pouco no tempo em relação a alguns desdobramentos posteriores.

4.1 AS DIFERENTES RAÇAS DE *PARAMECIUM*

Como vimos no capítulo anterior, em 1908, Jennings havia comentado sobre a existência de diversas raças nas duas espécies (*aurélia* e *caudatum)* do gênero *Paramecium* e que essas raças se diferenciavam principalmente pelo tamanho [184]. De de acordo com George T. Hargitt, um colaborador de Jennings, essas raças

[184] Jennings havia distinguido oito raças que podiam ser reconhecidas pelo tamanho que se mantinha permanentemente, embora pudesse haver leves variações devido às influências ambientais. Porém, nas mesmas condições cada raça apresentava um tamanho característico que a diferenciava das outras [Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa II (1908); Herbert Spencer Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", *Journal of Morphology* 21 (4, 1910): 495-561, na p. 496].

vinham sendo estudadas em seu laboratório há três anos. Os dois cientistas consideravam de extrema importância tanto para a sistemática como para o trabalho experimental sobre hereditariedade e variação, que as características estruturais e fisiológicas dessas raças fossem conhecidas através de um estudo cuidadoso[185]. Em 1910, em uma publicação conjunta, Jennings e Hargitt vão mostrar que existe um maior número de diferenças entre essas raças. Hargitt dedicou-se à análise dos micronúcleos e Jennings a outras características que diferenciavam as várias raças de *Paramecium.*

Hargitt realizou diversos experimentos onde observou os micronúcleos nas "linhagens puras" que haviam sido descritas anteriormente por Jennings[186]. Recordando o que foi comentado no capítulo anterior, cada uma dessas raças consistia na progênie derivada da fissão de um único espécime que havia sido isolado a partir de uma cultura "selvagem". Hargitt explicou que as raças se reproduziram durante três anos. Para matar os indivíduos, ele utilizou o fluido de Worcester (formol a 10% saturado com cloreto de mercúrio) a quente durante poucos minutos e as seções foram coradas com hematoxilina férrica de Heidenhain ou com hematoxilina-eosina de Ehrlich[187].

Em todos os casos Hargitt procedeu da mesma forma. Matou os animais antes que eles se dividissem, quando os micronúcleos tinham se afastado do macronúcleo, permitindo que a divisão fosse observada. Desse modo, era possível determinar se a divisão estava ocorrendo normalmente, se os micronúcleos estavam presentes e se estavam se dividindo. Esse procedimento permitia visualizar se a raça que estava sendo observada apresentava um ou mais micronúcleos. Em cada raça foram observados tanto espécimes que estavam prestes a se dividir como espécimes que estavam em processo de divisão. Ele examinou de dez a 20

---

[185] Herbert Spencer Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", *Journal of Morphology* 21 (4, 1910): 495-561, na p. 496.

[186] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa II (1908), pp. 485-500.

[187] Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", p. 500.

indivíduos, seção por seção, em cada lâmina para determinar o número de micronúcleos[188].

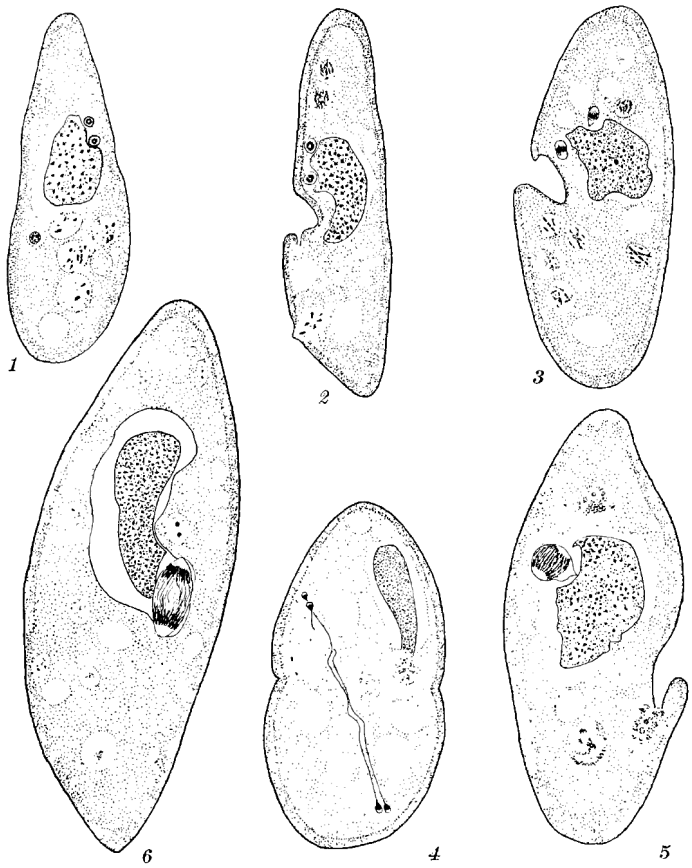

Figura 4.1. Alguns indivíduos representativos de seis das raças de paramécios estudadas por Jennings e Hargitt: (1) raça *i* (2) raça *k* (3) raça *c* (4) raça C_2 (5) raça *D* (6) raça L_2 (Jennings & Hargitt, "Characteristics of the different races of Paramecium", 1910, p. 502).

Ele comentou: "Brevemente os resultados obtidos foram estes: nas raças chamadas de *D* e L_2, somente um micronúcleo estava presente. Nas linhagens *c, i, ko,* kha_1, a_2, C_2, havia dois micronúcleos em cada uma"[189]. No entanto, se as raças

[188] Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", p.500.

[189] *Ibid.*, p.501.

fossem organizadas em ordem de tamanho como descrevera Jennings[190], Hargitt explicou:

> Nós temos (as maiores antes); L_2, D_2, *k*, C_2, *c, i*, e dessas L_2 e *D* têm cada uma um único micronúcleo, enquanto as outras raças têm cada dois micronúcleos (Percebi agora que *ko* e kha_2a_2 são a mesma raça), isto é, as formas maiores têm um único micronúcleo enquanto as menores têm dois micronúcleos. A comparação com as primeiras sugestões de Jennings foi importante para que essa conexão fosse feita[191].

A partir das observações citológicas feitas, Hargitt constatou a existência de dois grupos de raças de *Paramecium* alongados que diferiam pela estrutura do micronúcleo e pelo número de micronúcleos.

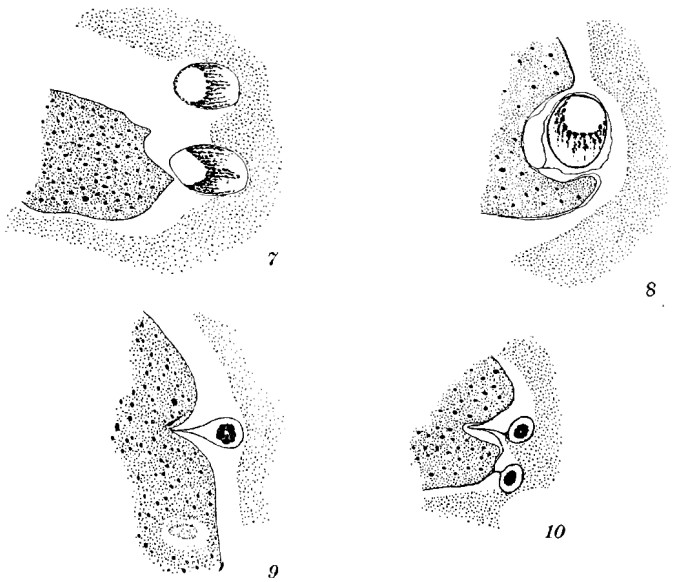

Figura 4.2. Micronúcleos em paramécios estudadas por Jennings e Hargitt: (7 e 8) raça *caudatum* L_2 (9) raça *aurelia i* (10) raça *aurelia k* (Jennings & Hargitt, 1910, p. 503).

---

[190] Jennings, "Heredity, variation and evolution in Protozoa II (1908).

[191] Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", pp. 501-504.

Segundo o autor, as raças reunidas como *Paramecium caudatum Ehrenberg* apresentam tipicamente um micronúcleo. As raças menores, reunidas como *Paramecium aurelia Muller,* apresentam dois micronúcleos (ver figura 4.2). Hargitt esclareceu:

> Mesmo nos raros indivíduos em que o número de micronúcleos não é o típico, a estrutura dos micronúcleos é sempre a típica da raça; mesmo com a alteração no número de micronúcleos não há uma alteração na estrutura. Assim, não há uma sobreposição das duas formas, nem transformação de uma na outra, em relação à estrutura dos micronúcleos [192].

Jennings se dedicou à investigação de outras características que diferenciavam as diversas raças de *Paramecium.* Ele utilizou as duas linhagens puras que tinham permanecido por mais tempo em seu laboratório (por mais de três anos). Estas tinham sido designadas em seu trabalho anterior por *D* e *c.* Ambas provinham de um único indivíduo: a *D* de um indivíduo maior e a *c* de um indivíduo menor, sendo que ambos haviam sido isolados em 1907. Ele fez várias medições das progênies dessas duas raças que mostraram que as diferenças entre elas quanto ao tamanho eram permanentes, sendo que *D* pertencia ao grupo *caudatum,* possuindo apenas um micronúcleo e *c* ao grupo *aurélia,* apresentando dois micronúcleos. As medições feitas, em longos intervalos de tempo, nas outras raças desses dois grupos também mostraram que seu tamanho permanecia constante[193].

Jennings, após realizar diversos experimentos, percebeu que as diferentes raças que pertenciam às duas espécies de *Paramecium*, além de se diferenciar pelo tamanho, se diferenciavam em relação à forma e estrutura, em relação à

---

[192] Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", p. 508.

[193] *Ibid.*, p. 509.

conjugação; à taxa de fissão, ao tipo de cultura de que necessitavam e também em termos fisiológicos. Ele descreveu então as seguintes raças:

I. Grupo *caudatum* (*Paramecium caudatum Ehr*). Apresentam um micronúcleo (ver figura 4.2). São maiores, mais esguios que o grupo *aurelia*. Este grupo compreende as seguintes raças: *L2* (maiores com 180 a 230 micra); *A1* (parecidos com *L2* porém um pouco menores; *G1* (semelhantes a *A1*); 20 (parecidos com *L2* mas diferenciando-se em relação às condições que induzem o processo de fissão); *43* (uma raça grande, diferindo em termos fisiológicos das outras porque não sobrevive em uma cultura feita com infusão de feno pura); *D* (a menor raça estudada de *caudatum;* com comprimento médio de 175 micra nas condições em que *L2* tem um comprimento de 200 micra ou mais; permaneceu mais de três anos no laboratório) [194].

II. Grupo *aurelia (Paramecium aurelia Muller*). Apresentam dois micronúcleos (ver figura 4.2). São menores em comparação ao grupo *caudatum,* mais amplos em relação ao comprimento do que à largura. Este grupo compreende as seguintes raças: *k* (uma das raças maiores do grupo *aurelia* , com comprimento de 125 micra; em condições que *L2* apresenta o comprimento de cerca de 200 micra; conjuga com freqüência e rapidamente; taxa de fissão semelhante à encontrada no grupo *caudatum*. Estava no laboratório há dois anos e dois meses); *C2* (tamanho semelhante ao de *k*); taxa de fissão mais vagarosa que a de *k.* Estava no laboratório há dois anos e quatro meses); *g* (tamanho semelhante ao de *k* e *C2.* Estava no laboratório há um ano e meio; *c* (a menor de todas as raças mencionadas; comprimento de cerca de 100 micra, nas condições em que *k* apresenta 125 micra; conjuga muito mais prontamente que *k*; taxa de fissão maior que a de *k.* Estava no laboratório há três anos e meio); *i* (a menor das raças estudadas com o comprimento de 90 micra nas condições em que o comprimento de *c* é 100 micra. Porém conjuga

[194] Jennings & George T. Hargitt, “Characteristics of the diverse races of *Paramecium*”, p. 557.

menos prontamente que *k;* a taxa de fissão é semelhante à de *c* mais rápida que a de *k.* Permaneceu no laboratório por dois anos e meio [195].

4.2 ESTUDOS REALIZADOS SOBRE A HEREDITARIEDADE EM *PARAMECIUM*

De acordo com Tracy M. Sonneborn, de 1910 a 1913, o interesse de Jennings se voltou para o estudo da hereditariedade na reprodução sexual (conjugação) de *Paramecium*[196].

Conforme discutimos no capítulo 2 desta tese, existem duas formas de reprodução em *Paramecium*. Uma delas se dá através da simples divisão (assexuada). A outra forma (sexuada) é a conjugação. Nesta última, antes de haver a fissão, existe troca de material genético entre dois indivíduos.

Sonneborn explicou que Jennings estava interessado em testar se as "leis" de Mendel ou outras leis diferentes poderiam se aplicar aos organismos inferiores. Entretanto, este teste requeria o cruzamento entre membros de clones diferentes. Mas, Jennings não conseguia cruzar tipos diferentes pois eles se recusavam a se conjugar. Ele percebeu então que as condições para a conjugação eram diferentes para clones diferentes e que quando dois tipos eram criados juntos, cada um se conjugava com o seu próprio tipo, mesmo se isso acontecesse ao mesmo tempo, em uma mesma cultura em um mesmo recipiente. Segundo Sonneborn, a explicação para esse fato só foi oferecida vinte cinco anos mais tarde[197].

Em um trabalho publicado em 1910, Jennings já havia discutido sobre as condições necessárias para a ocorrência do processo de conjugação nos protozoários[198]. Ele queria elucidar por que em alguns períodos os *Paramecia*

---

[195] Jennings & George T. Hargitt, "Characteristics of the diverse races of *Paramecium*", pp. 557-8.

[196] Tracy M. Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", *Biographical Memoirs* 47 (1975): 143-223, na p. 186.

[197] Sonneborn, 'Herbert Spencer Jennings", p. 186.

[198] Herbert Spencer Jennings, "What conditions induce conjugation in Paramecium?", *The Journal of Experimental Zoology* 9 (2, 1910b): 279-300.

conjugavam e em outros se multiplicavam sem conjugar. Nesse sentido, se havia buscado respostas considerando por um lado, a influência das condições externas e por outro lado, as condições internas. A visão mais comum na época era que isso se devia ao fato da vida desses organismos ocorrer em ciclos. Durante o longo período de multiplicação pelo qual passavam esses animais, haveria um decréscimo em sua vitalidade, com mudanças degenerativas e diminuição da taxa de multiplicação. Quando esses animais não conseguiam mais se multiplicar, iniciavam o processo de conjugação. Esta visão foi adotada por Calkins, no "Protozoölogy", publicado em 1909 [199].

Em seu laboratório, a partir de dez raças ou "linhagens puras" diferentes, cada uma derivada de um único indivíduo que ele manteve por períodos que variavam de um ano e meio a três anos, Jennings percebeu que algumas delas nunca conjugavam, outras tinham conjugado apenas uma vez; outras duas ou três vezes, outras muitas vezes[200]. Esses e outros resultados que havia encontrado em seus experimentos, levaram-no a concluir que as "condições de conjugação eram diferentes nas diferentes raças"[201]. Ou seja, diferentes raças reagiriam de modo diferente às condições internas e externas a que estariam sujeitas. Ele comentou:

> Uma de minhas linhagens pode conjugar mensalmente se lhe forem oferecidas determinadas condições, outra sob as mesmas condições nunca conjuga; outra conjuga em condições intermediárias entre as oferecidas no primeiro e segundo caso. Não é preciso nenhum método biométrico para demonstrar isso[202].

---

[199] Jennings, "What conditions induce conjugation in Paramecium?", *The Journal of Experimental Zoology* 9 (2): 279-300, na p. 279.

[200] *Ibid.,* p.281.

[201] *Ibid.,* Jennings, na p. 280.

[202] Jennings, "Pure lines in the study of genetics", *American Naturalist* 45 (1911): 79-89, na p. 83.

Por outro lado, ele acabou concluindo que a conjugação dependia parcialmente das condições internas que eram herdadas pela progênie e parcialmente das condições externas[203].

Por exemplo, ele observou que as raças de *Paramecium aurélia*, cujos indivíduos tinham maiores dimensões sofriam mais conjugação em comparação às raças de *Paramecium caudatum* cujos indivíduos eram maiores e as raças de *Paramecium aurélia* cujos indivíduos eram menores, sendo essas últimas dificilmente induzidas ao processo de conjugação[204].

Apesar das limitações técnicas encontradas, Jennings mostrou que a conjugação entre *paramecia* de um mesmo tipo produzia muitos "clones" que eram diferentes sob o ponto de vista hereditário. Isto estava de acordo com a expectativa mendeliana de que os *paramecia* iniciais eram heterozigotos, isto é, geneticamente impuros. Entretanto, de acordo com Sonneborn, Jennings não pôde testar essa hipótese diretamente porque ele não conseguiu fazer cruzamentos entre os diversos clones assim produzidos[205].

Jennings procurou testar o que ocorria em relação à conjugação se vários genótipos fossem misturados. Ele relatou que, para seu desapontamento, havia mais dificuldades do que ele esperava. Isso por que as condições necessárias para a conjugação diferiam de raça para raça, como comentamos anteriormente. Assim, era impossível observar a conjugação simultânea de todos os genótipos que haviam sido misturados. Além disso, Raymond Pearl, que havia sido aluno de Jennings, conforme consta no Capítulo 1 desta tese, observara que quando dois genótipos diferentes conjugavam, o que era bastante raro, os dois grupos de descendentes permaneciam separados[206].

---

[203] [203] Jennings, "What conditions induce conjugation in Paramecium?", p. 296

[204] *Ibid*, pp. 283-287.

[205] Sonneborn, "Herbert Spencer Jennings", pp. 186-187.

[206] Jennings, "Pure lines in the study of genetics", p. 86.

Uma das questões que preocuparam Jennings em suas investigações foi que os infusórios pareciam, à primeira vista, serem imortais já que iam se dividindo em dois e produzindo outros indivíduos indefinidamente. Assim, pareciam como Weismann havia comentado serem "potencialmente imortais"[207]. Entretanto Maupas, através de uma série de experimentos desenvolvidos entre 1883 e 1889 havia esclarecido a questão[208].

De acordo com Jennings, Maupas utilizara um único indivíduo do gênero *Stylonychia* fornecendo para ele bastante alimento e permitindo que ele se multiplicasse. Seguindo as diferentes gerações, Maupas percebeu que esses organismos se dividiam de 18 em 18 horas e por cerca de 100 gerações se mantinham saudáveis. A partir daí começavam a aparecer indivíduos deformados, que iam se tornando cada vez mais numerosos, até que todos apresentavam essa condição e desapareciam completamente após 215 gerações. Outra série que havia começado com um animal que havia sofrido conjugação, degenerou e desapareceu após 316 gerações[209], o mesmo se passando em outras séries.. Isso indicava que essas criaturas não eram imortais, como sugerira Weismann. Os que haviam conjugado se mantinham saudáveis por um número bem maior de gerações do que aqueles que não tinham conjugado, porém, acabavam também degenerando e se extinguindo.

Maupas levantou a hipótese de que a conjugação pudesse restaurar a vitalidade. Para testá-la, permitiu que um *Stylonichias* que estava na geração 156 conjugasse com um indivíduo selvagem do mesmo gênero. Tomando um descendente[210] deste par permitiu sua multiplicação. Constatou que esta criatura antes de morrer, se propagou por 316 gerações, enquanto o resto do *stock* que não havia passado pelo

---

[207] Jennings, "Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", *Popular Science Monthly* June (1912): 563-577, nas pp. 563-564.

[208] *Ibid,* p. 564.

[209] *Ibid,* pp. 564-565.

[210] Ele não explicou se era o mais jovem ou o mais velho.

processo de conjugação desapareceu após 59 gerações. Ele concluiu então que a conjugação restaurava a vitalidade, rejuvenescia [211].

As investigações de Maupas o levaram a crer que quando indivíduos que já tinham começado a degenerar conjugavam com indivíduos da mesma série (derivados do mesmo progenitor), eles não rejuvenesciam, mas morriam logo após a conjugação[212]. Esses fatos levaram Maupas à conclusão de que:

> (1) A conjugação com parentes próximos não rejuvenesce; (2) a conjugação com parentes próximos não é útil, mas destrutiva [...]; (3) o rejuvenescimento se deve à conjugação que envolve indivíduos que não tenham parentesco [213].

Porém, de acordo com Jennings, os experimentos desenvolvidos por Gary Calkins de 1901 a 1904 deram margem para uma interpretação diferente daquela de Maupas. Após cultivar *Paramecium* por cerca de 200 gerações (três meses) sem conjugação, Calkins percebeu que eles degeneraram, a divisão diminuía que muitos morreram. Como ele pensava que alterando a dieta, substituindo o feno por extrato de bife, pâncreas ou cérebro, os animais poderiam se revigorar e continuar se propagando, ele os manteve por 742 gerações (23 meses). Porém, ao cabo deste período, eles acabaram morrendo. Este experimento de Calkins mostrou que os animais podiam se manter vivos por duas vezes mais gerações do que observara Maupas[214]. Além disso, segundo Calkins, podia dar margem a duas interpretações distintas:

---

[211] Jennings, Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", p. 565.

[212] *Ibid.*.

[213] *Ibid.*.

[214] *Ibid.*

(1) A degeneração podia ser relacionada à uniformidade da comida ou à ausência de adaptação dos animais à comida ou outras condições e que os organismos precisavam de uma mudança em sua dieta.

(2) A outra interpretação estava relacionada aos experimentos de Jacques Loeb com partenogênese artificial. Substâncias químicas induziam a partenogênese artificial que substituía a conjugação[215].

Jennings acreditava que era preciso esclarecer dois pontos essenciais. O primeiro era que se o processo de multiplicação dos protozoários sem envolver a conjugação resultava em degeneração, senilidade e morte e o outro era se realmente a conjugação evitava ou postergava a degeneração [216]. Enquanto Enriques e Woodruff procuraram responder à primeira pergunta, inaugurando uma linha de trabalho, Jennings, procurou responder à segunda inaugurando outra linha de trabalho.

As investigações de Enriques (1903 a 1908), indicaram que em culturas que não estavam livres dos produtos da ação bacteriana, os animais degeneravam no tempo observado por Maupas. Porém, se as culturas estivessem livres desses produtos, através da mudança diária do fluido isso não ocorria. Desse modo, ele manteve *Glaucoma* por 683 gerações, sem nenhum sinal de degeneração, obtendo resultados semelhantes com outros organismos, concluindo que a ação continuada dos produtos bacterianos era a causa da degeneração[217]. Quanto a esses experimentos, Jennings concordou com Enriques mas com algumas ressalvas. Ele assim se expressou:

> Todos aqueles que têm experiência em trabalhos deste tipo, creio, devem concordar com Enriques em que a ação bacteriana é o fator mais importante

---

[215] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 567.

[216] *Ibid.*

[217] *Ibid.*, p. 568.

> na produção de degeneração e morte. Mas parece claro que ele estava errado em considerar que essa é a única causa [...][218].

A seguir, Jennings comentou sobre as investigações feitas por Lorande Loss Woodruff. Ele investigara a possibilidade de que a degeneração que tinha sido observada por Maupas e Calkins fosse devida à uma uniformidade muito grande nas condições das culturas ou que as condições oferecidas nesse sentido carecessem de alguma coisa que fosse necessária à manutenção da saúde desses animais. Os resultados obtidos por Woodruf o levaram a concluir que se os infusórios fossem mantidos em condições adequadas, eles poderiam viver indefinidamente, de modo análogo à sugestão de Weismann [219].

Jennings se dedicou a investigar qual seria o efeito da conjugação, que papel ela teria na vida desses organismos e se seria errado associar a conjugação à imortalidade e relatou quais foram suas primeiras experiências nesse sentido. Ele explicou que iniciara seus experimentos cinco anos antes, portanto, em 1907. Ele organizou diversas culturas com indivíduos sozinhos. Os descendentes sempre tiveram a oportunidade de conjugarem com outros indivíduos com os quais não tinham nenhuma relação de parentesco, como Maupas considerava necessário para a continuação da vida. Como essas culturas ainda estavam vivas e continuando a se reproduzir, Jennings concluiu que a progênie de um indivíduo podia continuar se multiplicando durante cinco anos. Até esse ponto, seus resultados estavam de acordo com os de Woodruff , exceto pelo fato de que Woodruff sabia que não tinha ocorrido conjugação entre indivíduos com parentesco na linhagem que ele seguira. Entretanto, para Maupas, a conjugação entre indivíduos de uma mesma progênie era prejudicial. Jennings resolveu então testar se o cruzamento entre indivíduos de

---

[218] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 568.

[219] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, pp. 568-569.

uma mesma progênie era prejudicial ou se os resultados de Maupas se deviam à conjugação de indivíduos que já estavam quase morrendo[220].

Jennings então realizou o seguinte experimento. Criou condições para que a progênie de um único indivíduo conjugasse inúmeras vezes, chegando até nove conjugações em uma mesma linhagem, sendo que cada par era a progênie de um dos membros do par precedente. Observou que isso não ocasionou o enfraquecimento da progênie. Ele concluiu então que:

> Parece claro, portanto, que a conjugação com parentes muito próximos nessas criaturas não é prejudicial em si, ainda que seja repetida muitas vezes. É possível, claro, que apareçam diferenças nesse ponto entre os infusórios como aparecem nos organismos superiores. Mas não é um princípio de validade geral que o endocruzamento [*imbreeding*] seja prejudicial[221].

Jennings resolveu então testar quais eram os efeitos da conjugação sobre a vida de uma raça. Para isso, ele tomou um conjunto de animais com o mesmo grau de parentesco e história e o dividiu em dois grupos. A seguir, permitiu que um grupo conjugasse e o outro não, sob as mesmas condições. .Ele esclareceu que era muito importante o controle dos grupos, por exemplo, evitando que um deles conjugasse. Ele explicou que o processo de conjugação se dava através das partes posteriores desses indivíduos que ficavam unidas. Nesse ponto, ele os separava, antes que a união se completasse e removia os dois colocando uma gota de água. Os outros pares podiam completar a conjugação. Assim, os dois grupos (um onde a conjugação acontecia e o outro não) eram mantidos nas mesmas condições e sua

---

[220] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p.569.

[221] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p.569.

propagação era seguida cuidadosamente[222]. Jennings concluiu então a partir dessas observações que:

▪ Os animais que conjugavam não estavam enfraquecidos a ponto de impedir que se multiplicassem já que mesmo aqueles que não conjugavam continuavam se multiplicando. Então não dava para assumir, como pensavam alguns autores como Maupas, por exemplo, que se os animais continuavam a se multiplicar após a conjugação isso se devia a um rejuvenescimento[223].

▪ Os animais que haviam conjugado se multiplicavam mais lentamente do que aqueles que não haviam conjugado. Esses resultados também haviam sido observados por Maupas e Hertwig: "O que Maupas considerava era que a conjugação salvava os animais da morte, sem entretanto, aumentar seus poderes reprodutivos. Richard Hertwig observou, corretamente que a conjugação realmente diminuía a taxa de multiplicação"[224].

▪ Comparando os animais que não conjugavam com os que conjugavam, apareciam mais animais anormais ou morriam mais animais no segundo caso: "em 61 conjugantes, 11 linhagens desapareceram em 33 dias, enquanto em 59 linhagens dos não conjugantes nenhuma linhagem desapareceu" [225].

.▪ Freqüentemente um número considerável de animais que tinham passado pela conjugação nunca se dividia após ter conjugado, enquanto outros que não tinham passado por este processo continuaram se dividindo[226].

▪ Existe uma maior variação entre a progênie dos indivíduos que passaram pela conjugação em relação à progênie daqueles que não passaram por este processo. Esta variação diz respeito à taxa de multiplicação e às dimensões. "Se nós

---

[222] Jennings, "Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", p. 570.

[223] *Ibid.*

[224] *Ibid.*

[225] *Ibid.*, p. 571.

[226] *Ibid.*

determinarmos os coeficientes de variação, encontraremos que eles serão muito maiores na progênie daqueles aos quais não foi permitido conjugar"[227].

Após repetir esses experimentos inúmeras vezes e em larga escala, Jennings concluiu que:

> Assim [...] não há nenhuma evidência de que a conjugação produza o rejuvenescimento. Ao contrário, parece ser uma perigosa provação; que onera a taxa de reprodução; e resulta para muitos indivíduos anomalias e morte. O que a conjugação parece positivamente fazer é **produzir um grande número de combinações, algumas das quais desaparecem, enquanto outras continuam a existir** [228].

Jennings acreditava que era preciso também investigar as objeções aos resultados dos experimentos. Ele passou então a investigar o seguinte: Podia ser que a conjugação não fosse útil quando uma raça estivesse saudável mas podia ser que o fosse no caso da raça estar enfraquecida, degenerada e, nesse caso, a conjugação poderia revigorá-la[229].

Para testar esta hipótese, Jennings desenvolveu diversos experimentos. Ele tomou uma raça de *Paramecium* que costumava conjugar a cada mês ou dois meses. Ele dividiu a cultura desta raça em duas partes. A uma parte foi permitido conjugar todo mês (quatro vezes sucessivamente), durante o período de vários meses, enquanto que a outra foi cultivada em lâminas e impossibilitada de conjugar. Nesse segundo grupo, ficou impedido de conjugar. Nesse sentido o biólogo norte-americano observou que os indivíduos do segundo grupo foram se tornando cada vez mais fracos, multiplicando-se lentamente e muitos morreram. Ele considerou que

---

[227] Jennings, "Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", p.571.

[228] Jennings, "Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", p.571; ênfase nossa.

[229] Jennings, "Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms", p.572.

isso podia não se dever à falta de conjugação mas sim ao fato desses indivíduos terem sido cultivados em lâminas, que produziam condições que não eram saudáveis[230].

Dispondo de uma raça enfraquecida, Jennings decidiu então testar se a conjugação de fato produziria seu rejuvenescimento. Nesse sentido, ele realizou outro experimento. Colocou os membros dessa raça em condições que induziam a conjugação. Assim que a conjugação iniciou, separou os dois grupos, permitindo que ela se completasse em um grupo e no outro não. Ambos foram cultivados em iguais condições. Jennings acreditava que deste modo, seria possível determinar os efeitos da conjugação em uma raça enfraquecida, sem a interferência de outros fatores complicadores[231].

Os resultados surpreenderam Jennings. Os indivíduos do lote que não tinha conjugado continuaram enfraquecendo e desapareceram no final de algumas semanas. Aqueles que conjugaram sofreram grande variação, como tinha acontecido das outras vezes: alguns morreram rapidamente; outros se multiplicaram muito rápido; outros multiplicaram muito devagar e finalmente desapareceram; outros ainda tiveram uma multiplicação mais intensa do que aqueles que não tinham conjugado. Ele comentou: “No fim de seis semanas, todos aqueles que não conjugaram morreram, enquanto certas linhagens de outros se multiplicaram e se tornaram muito numerosas. Após algumas semanas os sobreviventes foram três ou quatro dentre aqueles que tinham conjugado. Jennings concluiu então que: “A conjugação produziu muita variação; alguns variantes foram mais vigorosos e sobreviveram, outros morreram” [232]. Jennings repetiu o experimento várias vezes e obteve os mesmos resultados, concluindo o seguinte:

- A conjugação não produz diretamente o rejuvenescimento.

---

[230] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 572.

[231] *Ibid.*.

[232] *Ibid,*. p. 573.

▪ A conjugação produz variação, ou seja, um grande número de diferentes combinações, com diferentes propriedades. Alguns indivíduos são mais vigorosos, outros menos, outros sobrevivem, outros morrem. Isso independe das condições em que se encontravam os animais no início do processo (vigorosa ou fraca). Ele comentou:

> Se eles são vigorosos, um dos mais intrigantes efeitos da conjugação é produzir algumas linhagens que são menos vigorosas que as originais, assim elas desaparecem. Se os animais que iniciam a conjugação são fracos, um dos mais intrigantes efeitos da conjugação é que eles produzem combinações que são mais vigorosas que a original, assim estas sobrevivem, enquanto que outras que não conjugam morrem. Em pouco tempo a raça é substituída por alguns dentre aqueles que conjugaram [233].

Jennings percebeu que era possível estabelecer uma relação entre o que ocorria nos experimentos com infusórios e os experimentos feitos com cruzamentos de animais superiores. De modo análogo ao que ocorria com a herança mendeliana nesses últimos, nos infusórios era produzido um grande número de diferentes combinações pela mistura das características (ocultas ou aparentes) entre os progenitores, ainda que nesse caso, não se conhecesse ainda as regras que se aplicavam a esses organismos. O que era certo era que a conjugação produzia variação [234].

Jennings discutiu então se os descendentes herdavam as características de ambos os progenitores e explicou que, através da aplicação de métodos estatísticos, era possível determinar isso. Ele comentou:

> Trabalhando com a taxa de fissão e o coeficiente de correlação entre os

---

[233] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 573.

[234] *Ibid.*, p. 574.

> descendentes do par que conjugou, encontramos que eles apresentam praticamente a mesma proximidade de relação que os irmãos e irmãs; e de algum modo mais próxima que entre primos. O coeficiente de correlação está em torno de 4. Isso significa que a progênie de um par tem uma peculiaridade, a progênie de outro tem a mesma peculiaridade, embora em um grau menor, e a similaridade pode aparentemente ser herdada de ambos os parentes[235].

Para Jennings, a vida desses organismos podia continuar sem a conjugação mas nesse caso seria uniforme e sem mudanças. A conjugação possibilitaria o aparecimento de novas combinações e dentro desse leque, os mais adaptados às condições ambientais sobreviveriam[236].

4.3 ESTUDOS REALIZADOS EM 1911 E 1912 SOBRE OS EFEITOS DA SELEÇÃO NATURAL EM *PARAMECIUM*

Jennings percebeu que era possível obter conjugação em uma população selvagem onde havia vários genótipos diferentes e compará-los à conjugação que ocorria envolvendo um único genótipo. Nesse sentido, ele comentou sobre o resultado do experimento:

> Aparecem alguns resultados bastante interessantes. Nessas conjugações de populações misturadas, é produzido um grande número de combinações diferentes; a variabilidade aumenta grandemente; no tamanho e sob outros aspectos. Certo número de linhagens produzidas morre, ou se multiplica tão lentamente que não têm a oportunidade de competir com aquelas que se multiplicam rapidamente. Assim, muitas das combinações produzidas são

---

[235] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 574.

[236] Jennings, “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, p. 575.

> canceladas; apenas as mais fortes sobrevivem. Nós temos então em uma escala maior uma operação da seleção natural e da sobrevivência do mais forte; a produção de muitas combinações, algumas sobrevivem, outras perecem. [...] [237].

Porém, a partir desses experimentos não tinha sido possível demonstrar que a seleção natural agia provocando alguma mudança nos genótipos existentes ou produzindo algum genótipo novo[238].

Dando prosseguimento às suas investigações sobre os efeitos da seleção natural em *Paramecium*, Jennings levou em conta várias características deste organismo. Algumas delas eram estruturais como o tamanho do corpo, por exemplo, que ele já havia estudado anteriormente. Outras características, entretanto, eram fisiológicas como, por exemplo, a taxa de multiplicação e a conjugação. Ele procurou analisar o que aconteceria, em relação à seleção, no caso de haver conjugação e no caso de ocorrer somente a reprodução assexuada de *Paramecium* e se havia alguma diferença em relação aos resultados obtidos[239].

---

[237]Herbert Spencer Jennings, "Pure lines in the study of genetics in lower organisms", *The American Naturalist* 45 (1911): 79-89, nas pp. 87-88.

[238] *Ibid.*, p. 88.

[239] Herbert Spencer Jennings, "Pure lines in the study of genetics in lower organisms", nas pp. 88-89.

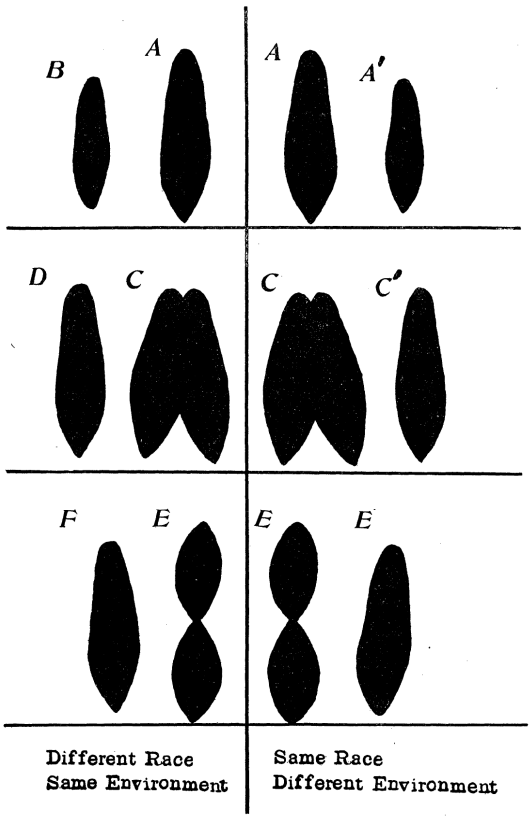

Figura 4.3. Jennings observou que o meio de cultura influenciava fortemente o tamanho dos paramécios, como mostrado neste diagrama (Jennings, "Pure lines in the study of genetics of the lower organisms",1911, p. 85).

O biólogo norte-americano supôs que em uma população selvagem[240] existiriam vários genótipos diferentes e que, através do processo de conjugação, havia a possibilidade de surgirem diversas combinações. Consequentemente, algumas cadeias deveriam perecer, outras deveriam multiplicar-se mais lentamente, outras mais rapidamente; algumas combinações deveriam ser canceladas. Além disso, somente as mais fortes deveriam sobreviver. Isto poderia dar uma idéia do modo

[240] A população selvagem, ao contrário das culturas de laboratório, contém uma mistura de diferentes tipos (raças, variedades, espécies) e manifesta uma variabilidade genotípica e fenotípica.

pelo qual a seleção natural operaria na natureza levando à sobrevivência do mais apto[241]

Nesse estudo, ele chegou à conclusão que a ação da seleção natural modificando genótipos (linhagens puras) não tinha sido demonstrada. Porém, ele tinha uma ação importante sobre o comportamento[242]. Ele explicou:

> Pareceu-me claro e ainda parece que a ação progressiva da seleção natural consiste em selecionar os tipos pré-existentes [...]. Quando operando em um único tipo isolado pareceu que a ação progressiva da seleção natural não foi observada. [...] Eu não fui bem sucedido em ver a seleção efetiva produzindo um novo genótipo. Esse fracasso em descobrir o progresso resultante da seleção foi uma dolorosa surpresa, pois como Pearson, eu julgava impossível construir por mim mesmo um "esquema filosófico da evolução" sem os resultados da seleção e eu gostaria de ver o que acredito que deve ocorrer [243].

E continuou:

> Foi, portanto, com muito prazer que eu pude registrar esta extensiva operação da seleção entre as diversas linhagens existentes em *Paramecium*, e particularmente essa extensiva produção de combinações na conjugação, com o cancelamento de várias combinações. Parece que vários genótipos surgiram de algum modo, a partir de um e quando percebemos como isso ocorre então, essa seleção entre genótipos será a seleção que requeremos para o processo evolutivo. O que eu espero, portanto, é que alguém em nosso programa seja mais afortunado do que eu em registrar a verdadeira

---

[241] Jennings, "Pure lines in the study of genetics in lower organisms" (1911), pp. 87-88.

[242] *Ibid.,* p. 88.

[243] *Ibid.,* p. 89.

> produção de dois genótipos a partir de um, ou a transformação de um em outro pela seleção ou de outro modo qualquer que seja [244]

As evidências encontradas por Jennings levaram-no a crer que a conjugação produzia uma grande variabilidade de genótipos. Os que conferiam ao indivíduo um maior vigor possibilitavam sua sobrevivência, ou seja, ocorria a sobrevivência do mais apto admitida pela teoria darwiniana[245].

4.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Os resultados dos experimentos de Jennings que discutimos neste capítulo levaram-no a importantes conclusões. Em primeiro lugar, ao contrário do que pensavam outros autores como Maupas, por exemplo, a conjugação não produzia o rejuvenescimento. Porém, permitia o aparecimento de uma ampla gama de combinações diferentes. Algumas (as menos adaptadas às condições ambientais) desapareciam, outras continuavam a existir. A ausência de conjugação não provocava a extinção já que a vida continuava através da multiplicação pela fissão simples, porém, mantinha-se uniforme.

Em relação à ação da seleção natural em uma população selvagem submetida à conjugação, Jennings percebeu que ela cancelava as combinações mais fracas e permitia a sobrevivência das mais fortes. Porém, não foi possível perceber nenhuma mudança nos genótipos existentes ou a produção de algo novo. Ou seja, confirmou os resultados obtidos nos experimentos discutidos no capítulo 3, em que a seleção não age dentro das linhagens puras.

Nos quatro anos que se seguiram a 1912, Jennings publicou diversos trabalhos, tanto individualmente como em co-autoria com seus alunos, analisando a

---

[244] Jennings, “Pure lines in the study of genetics in lower organisms” (1911), p. 89.

[245] Jennings, “Production of pure homozygotic organisms from heterozygoties by self-fertilization”, *The American Naturalist* 46 (1912): 487-491.

hereditariedade e variação nas linhagens puras. Nesses trabalhos, confirmou os resultados anteriores em que a seleção natural selecionava entre as linhagens puras existentes, cujas características persistiam por inúmeras variações. Porém, encontrou também, em muito menor, escala pequenos "saltos", variações muito leves que considerou irrelevantes para o processo evolutivo, de modo análogo ao que Darwin sugerira[246].

Após 1916, Jennings se dedicou menos ao trabalho em laboratório e publicou uma grande quantidade de trabalhos sobre a genética das populações com sofisticado tratamento matemático e estatístico. Além disso, publicou trabalhos onde discutia questões filosóficas suscitadas pelos novos métodos e descobertas na biologia experimental. Na década de 1940 ele tratou dos fenômenos sociais entre os organismos unicelulares, uma concepção mais tarde desenvolvida nos trabalhos de W. C. Allen[247].

---

[246] Burnham, "Jennings, Herbert Spencer, pp. 88-100, na p. 99.

[247] *Ibid.,* p. 99.

CAPÍTULO 5

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como consta na introdução, o objeto de estudo desta tese foram as contribuições de Herbert Spencer Jennings para a hereditariedade e evolução, através dos experimentos realizados com *Paramecium* durante o período compreendido entre 1908 e 1912.

Um dos objetivos desta pesquisa consistia em descrever essas contribuições dentro de seu contexto, procurando averiguar se as conclusões a que Jennings chegou estavam bem fundamentadas de acordo com os padrões de racionalidade científica da época e se suas contribuições se diferenciaram em relação às contribuições de seus pares.

Esta pesquisa tinha também por objetivo situar as contribuições de Jennings em relação à maneira pela qual elas são lembradas. Nesse caso, há duas possibilidades extremas. Ou praticamente o desconhecimento das mesmas, como ocorre em geral em nossos cursos da área biológica. Ou, como elas são vistas por um de seus antigos alunos, Sonneborn. Este considerava Jennings como “um pioneiro na investigação biológica,” que obteve o reconhecimento de seus pares. Ou como pesquisadores atuais que consideram que ele primou pela “clareza e coerência em seus trabalhos” ou ainda como tendo mudado “os rumos da biologia”. Neste capítulo procuraremos responder a essas indagações que nortearam esta investigação.

Iniciando pelo primeiro objetivo, as principais contribuições de Jennings no período considerado estão descritas nos capítulos 3 e 4 desta tese. Em relação à hereditariedade, Jennings chegou às conclusões passaremos a descrever agora.

Nos experimentos que desenvolveu com *Paramecium* entre 1908 e 1910 observou que algumas características como o tamanho, estrutura e aspectos

fisiológicos como a taxa de multiplicação se mantinham dentro das diferentes “raças” ou linhagens puras[248], como havia defendido Johannsen. As pequenas variações que ocorriam nos indivíduos que pertenciam a uma linhagem pura se deviam, a seu ver, a alterações no meio e não eram transmitidas aos descendentes. Com relação à herança de caracteres adquiridos, constatou que para que uma característica fosse herdada, era preciso que houvesse modificações no protoplasma e que essa modificação fosse herdada (por mais de um membro da progênie de modo a produzir uma raça) sendo produzida novamente em cada geração. Segundo Jennings, a maior parte das modificações que ocorriam nos indivíduos durante sua vida não seria herdada. Isso se aplicava tanto no caso dos protozoários como no caso dos metazoários. Assim, Jennings adotou uma posição contrária àquela adotada por autores como Charles Otis Whitman (1842–1910) que eram favoráveis à herança de caracteres adquiridos em protozoários, quanto às modificações estruturais.

Jennings encontrou evidências experimentais de que a seleção não modificava a linhagem pura. Podia agir sobre as várias linhagens puras isolando algumas mas não dentro de uma linhagem pura. Embora a seleção isolasse os diferentes genótipos (raças), não podia criar nenhum novo genótipo (raça). Esta idéia era contrária à posição adotada pelos biometricistas Galton, Weldon e Pearson. Jennings percebeu, no entanto, que através da conjugação em uma cultura selvagem onde os genótipos cruzam entre si livremente, havia a possibilidade de obter um número indefinido de combinações de tudo o que está entre os extremos existentes e que dentro de uma mesma raça, a seleção isolaria os indivíduos mais adaptados. A pesquisa desenvolvida por Jennings com as “linhagens puras” mostrou que havia poucas modificações sobre as quais a seleção pudesse agir; que as diferenças grandes entre os indivíduos não eram significativas para a seleção ou para o processo evolutivo. Ele concluiu então que, o trabalho feito pela seleção ocorria com dificuldade e morosidade.

---

[248] Inicialmente Jennings classificou oito raças diferentes como aparece no capítulo 3 desta dissertação.

Merece ainda destaque nesse período o trabalho onde Jennings e Hargitt mostraram as diferenças existentes entre as diversas raças de *Paramecium* existentes dentro das espécies *aurelia* e *caudatum.* Estas incluíam desde a forma, tamanho e número dos micronúcleos até a taxa de multiplicação; condições de conjugação, dentre outras. Esta contribuição foi extremamente importante para a pesquisa sobre esse organismo que estava sendo desenvolvida na época, ou mesmo, a que foi desenvolvida posteriormente.

As conclusões relacionadas à hereditariedade como à evolução obtidas por Jennings em *Paramecium* estavam bem fundamentadas através de evidências encontradas em experimentos cuidadosos, através do acompanhamento e exame de várias gerações; observações feitas durante vários anos; testes das várias hipóteses tanto de Jennings como de outros autores.

No que se refere aos experimentos realizados entre 1911-1912, em relação à hereditariedade percebeu que o processo de conjugação não produzia diretamente o rejuvenescimento. Entretanto, produzia variação, ou seja, um grande número de diferentes combinações, com diferentes propriedades: indivíduos mais vigorosos, menos vigorosos sendo que alguns sobrevivem, outros morrem, independentemente das condições em que se encontravam os animais no início do processo (vigorosa ou fraca). A conjugação produzia variação, de modo análogo ao que a reprodução sexuada produzia nos metazoários. A vida desses organismos poderia prosseguir sem a conjugação mas, nesse caso, seria uniforme.

Em relação à ação da seleção natural em uma população selvagem submetida à conjugação, Jennings percebeu que ela cancelava as combinações mais fracas e permitia a sobrevivência das mais fortes. Porém, não foi possível perceber nenhuma mudança nos genótipos existentes ou a produção de algo novo. Ou seja, o resultado de seus experimentos confirmaram os resultados obtidos nos experimentos realizados de 1908 a 1910 discutidos anteriormente neste capítulo, ou seja, que a seleção não age dentro das linhagens puras.

Os experimentos realizados neste segundo período continuaram sendo cuidadosos nas precauções tomadas; nas observações contínuas e por período

prolongado; nos vários testes de uma hipótese; no teste de hipóteses de outros autores. Pode-se dizer que as conclusões de Jennings estavam muito bem fundamentadas.

Consideramos inadequada a classificação de Jennings como um “pioneiro da investigação biológica”. A investigação biológica que levou os organismos para o laboratório estava acontecendo em vários países, além dos Estados Unidos e estava sendo desenvolvida por vários cientistas. Esse movimento iniciou-se na Alemanha. Conforme mencionamos anteriormente, Jennings não foi o único a se interessar por protozoários e a desenvolver experimentos com esses organismos. Outros investigadores como Maupas, Oskar Hertwig, Calkins ou Pearson também se dedicaram a ela. Gostaríamos de lembrar que Jennings se interessou particularmente por *Paramecium*, após a visita ao laboratório de Verworn, em Jena. Entretanto, podemos dizer que ele se destacou e diferenciou de seus coetâneos pelos métodos empregados e por explorar aspectos ainda não estudados, pela sua criatividade. Pode-se dizer que ele acabou obtendo o reconhecimento de seus pares. No entanto, isso não aconteceu de imediato. Antes disso, ele trabalhou muito e enfrentou inúmeras dificuldades de todos os tipos. Mesmo quando se tornou diretor do Departamento de Zoologia na *Johns Hopkins University,* como pudemos ver no capítulo 1 desta tese, encontrou diversos impecilhos, inclusive no que diz respeito à obtenção de verbas para a pesquisa.

Concordamos inteiramente com que Jennings primou pela clareza e coerência de seus trabalhos. Ele era extremamente cuidadoso em termos metodológicos. Suas descrições de experimentos são detalhadas. As hipóteses que nortearam esses experimentos são explicitadas, as evidências encontradas são claras; as posições de seus colegas sobre o assunto são colocadas e discutidas. Sempre ele deu o crédito aos autores que mencionou.

Entretanto, não podemos afirmar que ela tenha mudado os rumos da biologia por que, dentre outras coisas, estudamos apenas as contribuições que ocorreram em um período muito curto. Além disso, para fazermos uma afirmação como essa, teríamos que conhecer todas as contribuições referentes aos diversos assuntos relacionados

à biologia que aconteceram não só nesse período como no período anterior e posterior, o que obviamente seria impossível. Podemos dizer sim que suas contribuições foram extremamente relevantes e enriquecedoras para a história da genética e evolução e se destacaram dentre os outros estudos com *Paramecium* na época.

BIBLIOGRAFIA

ACKERT, James E. “On the effect of selection in *Paramecium*”. *Genetics* 1 (1916)**:** 387-405.

AMORIM, Dalton de Souza. *Fundamentos de sistemática filogenética*. São Paulo: Holos Editora, 2002.

BRUSCA, Richard C. e BRUSCA, Gary J. *Invertebrados*. 2ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara/ Koogan, 2007.

BULMER, Michael. “Galton’s law of ancestral heredity”. *Heredity* 81 (1998): 579-585.

————. *Francis Galton. Pioneer of heredity and biometry* Baltimore/London: Johns Hopkins University Press, 2003.

BURNAHM, J. C. “Jennings, Herbert Spencer”. *In:* GILLISPIE, Charlton Coulston (ed.). *Dictionary of scientific biography*. Vol. 7. New York: Charles Scribner’s Sons, 1981.

CALKINS, Gary N. “Marine protozoa from Woods Hole”. *Bulletin of the United States Fish Commission.* 21 (1901): 414 – 468.

————. “Studies on the life history of protozoa. III The six hundred and twentieth generation of Paramecium caudatum”. *Biological Bulletin* 3 (5, 1902): 192-205.

————. “The protozoan life cycle”*. Biological Bulletin.* 11 (5, 1906): 229-244.

————. “Cycles and rhythms and the problem of “immortality” in Paramecium”. *The American Naturalist* 49 (578, 1915): 65-76.

————. “General biology of the protozoan life cycle”. *The American Naturalist* 50 (593, 1916): 257-270.

————. *The smallest living things. Life revealed by the microscope.* New York: University Society, 1935

CHURCHILL, Frederick B. “William Johannsen and the genotype concept”. *Journal of the History of Biology* 7 (1974): 5-30.

————. “Introduction: toward the history of Protozoology”. *Journal of the History of Biology*. 22 (2, 1989): 185-187.

FORREST, Derek W. *Francis Galton: the life and work of a Victorian genius.* New York: Taplinger Publishing, 1974.

GALTON, Francis. “The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring”. *Proceedings of the Royal Society* 61 (1897): 401-413.

JENNINGS, Herbert Spencer. “On the significance of the spiral swimming of organisms”. *The American Naturalist* 35 (413, 1901): 369-378.

————. “Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. The fate of new structural characters in Paramecium, in connection with the problem of the inheritance of acquired characters in unicellular organisms”, *The Journal of Experimental Zoology* 5 (4, 1908): 577-632.

————. “Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramecium, with studies of growth, environmental action and selection”. *Proceedings of the American Philosophical Society* 47 (1908): 393-546.

————. “Heredity and variation in the simplest organisms”. *The American Naturalist* 43 (1909): 321-337.

————. “Experimental evidence of the effectiveness of selection”. *The American Naturalist* 44 (1910 a): 136-145.

————. “What conditions induce conjugation in Paramecium?” *The Journal of Experimental Zoology* 9 (2, 1910b): 279-300.

————. “Pure lines in the study of genetics in lower organisms”. *The American Naturalist* 45 (1911): 79-89.

————. “Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms”, *Popular Science Monthly* June (1912): 563-577.

————. “Production of pure homozygotic organisms from heterozygoties by self-fertilization”, *The American Naturalist* 46 (1912): 487-491.

JENNINGS, Herbert Spencer & HARGITT, George. “Characteristics of the diverse races of *Paramecium*”, *Journal of Morphology* 21 (4, 1910): 495-561.

JOHANNSEN, Wilhelm. “Heredity in population and pure lines. A contribution to the solution of the outstanding question in selection”. Trad. de Wilhelm Johannsen,

Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena: Gustav Fisher, 1903. Reproduzido parcialmente em: James A. Peters (ed.). *Classic papers in genetics* Engewood Cliffs: Prentice Hall, 1959. Pp. 20-26.

KINGSLAND, Sharon. "A man out of place: Herbert Spencer Jennings at Johns Hopkins, 1906-1938". *American Zoologist* 27 (1987): 807-817.

KOHLER, Robert. *Lords of the fly. Drosophila genetics and the experimental life.* Chicago:University of Chicago Press, 1994.

MARGULIS, Lynn e Margulis e Schwartz, Karlene W. *Cinco reinos, um guia Ilustrado dos filos da vida na Terra.* Rio de Janeiro: Guanabara/Koogan, 2001.

MARTINS, *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação.* Campinas: UNICAMP, 1997. Tese de Doutorado.

————. "William Bateson: da evolução à genética". *Episteme* (8, 1999): 67-88.

————. "William Bateson e o programa de pesquisa mendeliano". *Episteme* 14 (2002): 27-55.

————. "Um achado inusitado no laboratório de Morgan: a *Drosophila* de olhos brancos". *In*: Alfonso-Goldfarb, Ana Maria & R. Beltran, Maria Helena. *O laboratório, a oficina e o ateliê: a arte de fazer o artificial.* São Paulo:EDUC/FAPESP, 2002. Pp. 227-256.

————. "Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas", *Filosofia. Unisinos* 8 (2, 2007): 170-190.

PEARL, Raymond. Pearl, "The probable error of a difference and the selection problem". *Genetics* 2 (1917): 78-82.

PLUTINSKY, Anya. *Modelling evolution.* Pennsylvania: University of Pennsylvania, 2002. Tese de Doutorado.

RUPPERT, Edward E., FOX, Richard S. e BARNES, Robert D. *Zoologia dos invertebrados. Uma abordagem functional-evolutiva.* 7ª ed. São Paulo: Editora Roca, 2005.

SCHLOEGEL, Judy Johns & SCHIMIDGEN, Henning. "General physiology, experimental psychology and evolutionism: unicellular organisms as objects of psychophysiological research, 1877-1918". *Isis* 93 (2002) 614-645.

SCHLOEGEL, Judith Johns. *Intimate biology. Herbert Spencer Jennings, Tracy Sonneborn, and the career of the American protozoan genetics.* Indiana: University of Indiana, 2006. Tese de Doutorado.

SONNEBORN, Tracy. “Herbert Spencer Jennings”, *Biographical Memoirs* 5 (47, 1975): 143-223.

WANSCHER, J.H. “The history of Wilhelm Johannsen’s genetical terms and concepts from the period of 1903 to 1926”. *Centaurus* 19 (1975): 125-47.

WILSON. Catherine. *The invisible world. Early modern philosophy and the invention of the microscope.* Princeton: Princeton University Press, 1997.

WOODRUFF, Lorande L. “Further studies on the life cycle of Paramecium”. *Biological Bulletin* 17 (4, 1909): 287-308

————. “Evidence on the adaptation of Paramecia to different environments”, *Biological Bulletin* 22 (1911): 60-65.

.

Livros Grátis

(http://www.livrosgratis.com.br)

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

Baixar livros de Literatura
Baixar livros de Literatura de Cordel
Baixar livros de Literatura Infantil
Baixar livros de Matemática
Baixar livros de Medicina
Baixar livros de Medicina Veterinária
Baixar livros de Meio Ambiente
Baixar livros de Meteorologia
Baixar Monografias e TCC
Baixar livros Multidisciplinar
Baixar livros de Música
Baixar livros de Psicologia
Baixar livros de Química
Baixar livros de Saúde Coletiva
Baixar livros de Serviço Social
Baixar livros de Sociologia
Baixar livros de Teologia
Baixar livros de Trabalho
Baixar livros de Turismo