

A Mãe Natureza é uma bruxa velha malvada

Felipe A. P. L. Costa¹

Resumo

Este artigo presta homenagem ao biólogo estadunidense George C. Williams, falecido em setembro de 2010, contextualizando e ressaltando a importância do seu trabalho no quadro mais geral da história do darwinismo.

Palavras-chave: Obituário, Pleiotropia Antagonística, Seleção Natural, Senescência.

1. Introdução

George Christopher Williams, cujos esforços ajudaram a edificar o **darwinismo** contemporâneo, foi um dos gigantes da biologia evolutiva ao longo da segunda metade do século 20. Embora ele próprio não seja muito conhecido fora dos círculos acadêmicos, algumas de suas ideias se tornaram bastante populares, graças, sobretudo, à literatura de divulgação científica. O biólogo estadunidense nasceu em 12/5/1926, em Charlotte, na Carolina do Norte, e faleceu no último dia 8 de setembro, aos 84 anos.

Antes de iniciar os estudos universitários, George Williams serviu ao Exército dos Estados Unidos (1944-1946). Esteve na Europa (Itália) durante a Segunda Guerra, onde contraiu pneumonia e foi hospitalizado. No hospital, enquanto se recuperava, ganhou do vizinho da cama ao lado um formulário para inscrição em Berkeley. Em 1946, após sair do exército, foi estudar na Universidade da Califórnia (campi de Berkeley e Los Angeles), onde concluiu a graduação (Berkeley, 1949) e a pós-graduação (Los Angeles; mestrado em 1952, doutorado em 1955).

Seu interesse pela **evolução** surgiu em 1947, durante as semanas que passou em um curso de campo ministrado por Samuel P. Welles (1909-1997), paleontólogo especializado em vertebrados fósseis (sobretudo anfíbios e répteis). Outra influência importante dos anos de graduação foi o curso que fez com George Ledyard Stebbins (1906-2000), durante o qual entrou em contato com o livro *Genetics and the origin of species*, de Theodosius Dobzhansky (1900-1975), obra cuja leitura teve sobre ele um impacto profundo e duradouro.²

¹Endereço eletrônico: meiterer@hotmail.com. Caixa Postal 201, Viçosa, MG, Brasil.

²G. L. Stebbins e T. Dobzhansky foram dois dos cientistas cujo trabalho contribuiu para a elaboração da síntese evolutiva. Versão em português da 'quarta edição' do livro de Dobzhansky, intitulada *Genética do processo evolutivo* [*Genetics of the evolutionary process*, no original], foi publicada no Brasil em 1973. Detalhes da vida pessoal de GCW mencionados nesse parágrafo foram extraídos do artigo 'George C. Williams (1926-2010)', publicado em *The Edge* http://www.edge.org/documents/williams_index.html (acesso em 4/11/2010).

Entre 1954 e 1955, esteve na Universidade de Chicago. Em 1955, tornou-se professor da Universidade Estadual de Michigan. Em 1960, foi para a recém-criada Universidade Estadual de Nova York (SUNY, na sigla em inglês), em Stony Brook – atual Universidade de Stony Brook –, onde ficou até se aposentar. Na SUNY, ajudou a criar um centro de pesquisas marinhas, ao qual esteve ligado a partir de 1967, e a formar o Departamento de Ecologia e Evolução, para onde foi transferido em 1974. Lecionou até 1990, quando se aposentou, aos 64 anos, como professor emérito. Mesmo após a aposentadoria, permaneceu ativo e ligado à universidade.³

Recebeu várias honrarias e homenagens ao longo da vida. Em 1999, foi laureado com o prestigioso Prêmio Crafoord – ao lado de Ernst Mayr (1904-2005) e John Maynard Smith (1920-2004).⁴ Em abril de 2004, a SUNY promoveu um encontro acadêmico em sua homenagem. A variedade de temas abordados ilustra bem a trama de áreas e assuntos influenciados pelas suas ideias – do movimento ambientalista à medicina darwiniana, da reversão do sexo em peixes ao risco de pré-eclâmpsia em mulheres grávidas. Artigos escritos por alguns participantes desse encontro foram publicados na edição de março de 2005 da revista *Quarterly Review of Biology* – da qual, aliás, ele foi editor durante muitos anos.⁵

Biólogo marinho por formação, George Williams sempre foi mais prontamente reconhecido como um teórico da **biologia evolutiva**. Como tal, deixou um legado de obras notáveis, algumas de importância fundamental, como o seu primeiro livro, *Adaptation and natural selection* (1966),⁶ um marco na história da biologia evolutiva – sem edição em português, infelizmente. Com esse livro, ele estabeleceu um novo patamar para as discussões em biologia, fixando critérios e parâmetros a partir dos quais outros cientistas passaram a balizar seus próprios pontos de vista, notadamente sobre a **evolução de adaptações** e os **níveis de seleção natural** (ver adiante).

Ao longo da carreira, ele escreveu sobre vários fenômenos biológicos intrigantes, como a **senescência**, o **comportamento cooperativo** e a **reprodução sexuada**. Deixou contribuições valiosas sobre todos esses assuntos e várias de suas opiniões representam, ainda hoje, um referencial teórico frente ao qual os estudiosos continuam confrontando os

³Detalhes da carreira de GCW mencionados neste parágrafo foram extraídos de um obituário escrito por Douglas Futuyma e publicado no sítio eletrônico do Departamento de Ecologia e Evolução, da SUNY; disponível em <http://life.bio.sunysb.edu/ee/downloads/GCW.pdf> (acesso em 4/11/2010).

⁴Ver matéria ‘The Crafoord Prize 1999’ <http://www.crafoordprize.se/press/arkivpressreleases/thecrafoordprize1999.5.32d4db7210df50fec2d800018201.html> (acesso em 4/11/2010).

⁵Para ter acesso ao índice da edição de março de 2005 da revista *QRB*, basta clicar em <http://www.journals.uchicago.edu/toc/qrb/2005/80/1> (acesso em 4/11/2010).

⁶Esse livro foi republicado em 1996, em comemoração aos 30 anos da edição original, acrescido apenas de um segundo prefácio; ver WILLIAMS (1996).

resultados de suas pesquisas. Ele também é autor ou coautor de obras notáveis sobre problemas ‘aplicados’, incluindo questões éticas, ambientais e médicas.

2. Antecedentes históricos

Quando George Williams iniciou seus estudos universitários, na segunda metade da década de 1940, o processo histórico que resultou na chamada **síntese evolutiva** estava no fim. Ao longo desse processo, transcorrido entre 1918 e 1950, duas gerações de cientistas (‘geração’ no sentido de afiliação intelectual, não tanto no de proximidade etária) levaram a cabo um empreendimento complexo e bastante significativo: a sedimentação da **teoria da evolução por seleção natural** – formulada originalmente pelos naturalistas britânicos Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913) –, convertendo-a na espinha dorsal de toda a biologia.

A primeira dessas duas gerações – integrada por dois naturalistas e matemáticos ingleses, Ronald A. Fisher (1890-1962) e J. B. S. Haldane (1892-1964), e pelo biólogo estadunidense Sewall Wright (1889-1988) – foi responsável por incorporar o **mendelismo** ao darwinismo, usando para isso as ferramentas desenvolvidas pela então incipiente **genética de populações**. A segunda geração – integrada por um grupo mais numeroso e heterogêneo de cientistas, com destaque para o já referido Theodosius Dobzhansky – foi responsável por articular os fenômenos da **microevolução** (mutação, deriva gênica, seleção natural) com os padrões **macroevolutivos** (especiação e irradiação adaptativa).

A cristalização da síntese evolutiva não significou, contudo, que a biologia evolutiva ou o darwinismo estivesse concluído. Na verdade, muita coisa mudou nos últimos 60 anos. Um marco particularmente importante ocorreu ainda em 1953, quando James Watson (1928-) e Francis Crick (1916-2004) apresentaram o famoso modelo em dupla hélice para a molécula do **ácido desoxirribonucleico** (ADN ou DNA, na sigla em inglês). Nas décadas seguintes, a **genética molecular** prosperaria aceleradamente, gerando uma sucessão de ideias e modelos a respeito de fenômenos fundamentais (e.g., **replicação do DNA, síntese de proteína e recombinação gênica**) e influenciando virtualmente todas as disciplinas biológicas.

Já nas décadas de 1960 e 1970, as novidades trazidas pela abordagem molecular encontraram os biólogos de campo, notadamente estudantes de ecologia e do comportamento animal. Desse encontro surgiram diversas inovações, como a noção de **aptidão inclusiva**, os conceitos de **coevolução** e **estratégia evolutivamente estável** e o modelo da **Rainha Vermelha**, além de uma preocupação mais explícita e rigorosa com os **níveis de seleção**.

Conceitos biológicos fundamentais, como **adaptação** e **aptidão**, passaram a ser definidos de modo mais preciso e rigoroso. Em termos metodológicos, houve uma disseminação de técnicas, relativamente simples e acessíveis, para investigar a **variabilidade genética** em populações naturais. (Para detalhes ou definições dos termos mencionados neste parágrafo, ver FREEMAN & HERRON 2009.)

Entre os cientistas que contribuíram para toda essa efervescência intelectual, três nomes chamam a atenção: o do já referido John Maynard Smith, o do biólogo inglês William D. Hamilton (1936-2000) e o de George C. Williams. As ideias de Williams foram particularmente importantes para moldar a noção que temos hoje a respeito do papel da seleção natural na evolução de adaptações.

3. Por que estamos sujeitos à senescência?

Até meados do século 20, a grande maioria dos biólogos não via qualquer problema em manter simultaneamente dois tipos de explicações acerca do nível de ‘atuação’ da seleção natural. De acordo com esse ponto de vista, a seleção poderia ocorrer tanto entre organismos individuais como entre grupos de indivíduos. A escolha de um ou outro nível era quase sempre arbitrária ou ditada por conveniências argumentativas. Embora nenhuma evidência teórica ou experimental sustentasse um ponto de vista tão frouxo, poucos se dispunham a contestá-lo.

No final da década de 1950, Williams começou a escrever criticando esse estado de coisas. Em 1957, ele abordou a questão dos níveis de seleção em um artigo que tratava primariamente da **senescência**, a deterioração física que acompanha o **envelhecimento**. O artigo, intitulado ‘Pleiotropia, seleção natural e a evolução da senescência’ (WILLIAMS 1957), ainda hoje uma referência-chave sobre o assunto, procura responder a uma pergunta que é, ao mesmo tempo, intrigante e desafiadora: por que envelhecemos, ou melhor, por que passamos por um processo de deterioração física à medida que envelhecemos?

É importante ressaltar que Williams estava interessado na senescência de um ponto de vista evolutivo, não nos mecanismos fisiológicos subjacentes a tal processo. Nesse sentido, a pergunta ‘por que estamos sujeitos à senescência?’ pode ser desdobrada em duas: 1) será que alguma entidade orgânica (genes, organismos individuais, grupos de indivíduos etc.) se beneficia, em termos de **aptidão** (crescimento, viabilidade e fecundidade), com o processo de senescência?; e 2) levando em conta a resposta anterior, podemos dizer que a senescência evoluiu por seleção natural?

O primeiro a examinar a senescência em termos explicitamente evolutivos foi o naturalista e médico alemão August Weismann (1834-1914). Ele descobriu algo fundamental: o corpo dos seres multicelulares é formado por dois tipos de células, as somáticas e as germinativas. Apenas as células somáticas estariam sujeitas à senescência, enquanto as células germinativas seriam virtualmente imortais.

De acordo com Weismann, a deterioração física que acompanha o envelhecimento seria uma adaptação para o ‘bem da espécie’, por meio da qual a seleção natural ‘abriria espaço’ entre as gerações mais velhas, dando assim ‘oportunidade’ às gerações mais novas.

A premissa do ‘é bom para a espécie’, tão comum até meados do século 20, mesmo entre os darwinistas, reapareceria em outras variantes explicativas. Como na ideia segundo a qual a senescência seria um modo de acelerar o processo evolutivo – algo supostamente benéfico, pois facilitaria o surgimento de novas adaptações, permitindo assim que a população ou mesmo a espécie como um todo enfrente os novos desafios que são impostos por um mundo sempre em mudança (ver NESSE 2005).

As ideias atuais a respeito da senescência começaram a surgir nas primeiras décadas do século 20. Entre os modelos explicativos propostos naquela época, caberia registrar aqui a chamada **hipótese mutacional**, cuja versão original foi sugerida, em 1941, pelo já referido J. B. S. Haldane. De acordo com Haldane, o processo de senescência seria a manifestação tardia (i.e., em uma fase pós-reprodutiva da vida) de mutações deletérias acumuladas no genoma. Para uma revisão de várias hipóteses explicativas sobre a senescência, ver ARKING (2008) e ROSE et al. (2008).

3.1. Pleiotropia antagonística

George Williams articulou suas ideias a respeito da evolução da senescência em uma hipótese pioneira e inovadora – referida mais tarde como **hipótese da pleiotropia antagonística** –, apresentando-a em seu já referido artigo de 1957. Pleiotropia é um fenômeno genético e muitos genes – talvez a maioria – são pleiotrópicos (ver GRIFFITHS et al. 2006). Um gene é chamado de pleiotrópico quando seus efeitos afetam mais de um caráter fenotípico. A pleiotropia é dita antagonística quando um mesmo gene tem efeitos positivos sobre certos caracteres e negativos sobre outros.

Esse tipo de antagonismo em geral resulta em situações evolutivamente instáveis. Todavia, quando os efeitos antagonísticos de um mesmo gene são segregados – e.g., efeitos

positivos se manifestam em um período pré-reprodutivo da vida, enquanto os negativos se manifestam em um período pós-reprodutivo –, a situação pode adquirir estabilidade evolutiva. A segregação temporal dos efeitos fenotípicos dos genes associados à senescência seria um dos motivos de a seleção natural não discriminar contra esses genes.

Para os defensores da hipótese da pleiotropia antagonística, a senescência não é um processo adaptativo, mas sim um **epifenômeno**: um conjunto de efeitos colaterais associados a caracteres hereditários (morfológicos, fisiológicos ou comportamentais) que, estes sim, de algum modo contribuem para maximizar a aptidão de seus portadores. Como a presença de caracteres fenotípicos que maximizam a aptidão (adaptações) é favorecida pela seleção natural, eventuais efeitos colaterais (positivos ou negativos) dos genes que os determinam podem ‘ganhar uma carona’ e ir se acumulando.

Mas por que a seleção natural simplesmente não elimina todo e qualquer gene com efeitos colaterais negativos? Uma resposta satisfatória a esta pergunta tem ao menos dois aspectos. O primeiro deles é que a eliminação de genes pleiotrópicos não é um processo trivial. O segundo e mais importante aspecto é o seguinte: se os efeitos negativos de genes pleiotrópicos se manifestam em alguma fase pós-reprodutiva da vida, como seria o caso dos genes associados com a senescência, a sua eliminação pode se tornar um processo evolutivamente irrelevante.

No mesmo artigo, Williams abordou um aspecto particularmente intrigante da senescência em seres humanos: a **menopausa**, o fim da vida reprodutiva nas mulheres (em geral, por volta dos 50 anos). Por que as mulheres (mas não os homens) têm a sua vida reprodutiva interrompida tão precocemente? Não vamos entrar em detalhes, mas cabe aqui registrar que a explicação proposta por ele – a chamada **hipótese da avó**, segundo a qual a menopausa teria evoluído em um contexto social no qual as mães ajudariam suas filhas a cuidar dos próprios filhos –, é ainda hoje uma referência-chave sobre o assunto (ver FREEMAN & HERRON 2009; para detalhes adicionais e um estudo de caso recente, ver CANT & JOHNSTONE 2008).

3.2. A senescência é uma adaptação?

Todas as hipóteses mencionadas até aqui estão ancoradas em uma visão que trata a senescência apenas como um efeito colateral, sem qualquer valor adaptativo. Essa opinião é virtualmente universal e deriva da constatação de que os efeitos da senescência na aptidão

individual são fortemente negativos. Nesse caso, portanto, seria um contrassenso imaginar que tal processo poderia evoluir como uma adaptação do indivíduo.

Mas será que a senescência poderia evoluir como uma adaptação de grupo? De acordo com alguns autores contemporâneos, a resposta é ‘sim’. Defensores desse ponto de vista se apoiam em uma nova geração de ideias e modelos adaptativos (e.g., MITTELDORF 2004; ROSE et al. 2008; MITTELDORF & PEPPER 2009). A perspectiva adotada por eles é mais ou menos a seguinte: a senescência não deve ser vista como um mero efeito colateral de caracteres adaptativos, passando a ser analisada como uma adaptação que evoluiu graças à seleção natural entre grupos de indivíduos – a chamada **seleção de grupo** (ver adiante).

Uma hipótese recente nessa linha de raciocínio argumenta que a senescência pode ter evoluído como uma adaptação contra epidemias infecciosas provocadas por micro-organismos patogênicos (ver MITTELDORF & PEPPER 2009). O que poderia ter sido favorecido por dois tipos de benefícios: primeiro, a diminuição da densidade populacional; e segundo, o aumento da heterogeneidade da população de hospedeiros – semelhante, portanto, ao efeito que a reprodução sexuada tem sobre a estrutura populacional (ver item 5).

Embora o conteúdo dos dois parágrafos anteriores possa lembrar algumas ideias ingênuas que prosperaram até meados do século 20 a respeito da seleção de grupo – ideias essas duramente criticadas por Williams (ver próximo item) –, cabe ressaltar que muita coisa mudou ao longo das últimas décadas. Exemplo: as explicações com base em diferentes modelos de seleção (individual ou de grupo) eram muitas vezes invocadas sem o necessário suporte empírico ou experimental. A situação hoje é diferente: os defensores da seleção de grupo têm a seu favor um volume crescente de modelos teóricos e resultados experimentais (e.g., WILSON & WILSON 2007; NOWAK et al. 2010). No fim das contas, o debate atual sobre os níveis de seleção é muito mais rico e complexo do que era há cinco décadas.

4. Níveis de seleção

As ideias de George Williams a respeito do papel da seleção natural na evolução de adaptações, esboçadas pela primeira vez em seu artigo de 1957, reapareceriam em várias obras subsequentes, notadamente no livro *Adaptation and natural selection*.

Conforme ele próprio disse repetidas vezes, a motivação inicial para escrever esse primeiro livro veio de sua crescente insatisfação com as inconsistências lógicas e práticas que percebia no discurso de colegas e em publicações da época. A gota d’água parece ter sido uma palestra que ele assistiu, em meados da década de 1950, quando estava na Universidade de

Chicago. Naquela época, havia em Chicago um grupo de estudiosos bastante influentes (notadamente em ecologia),⁷ cujas ideias a respeito do papel da seleção natural e da natureza das adaptações destoavam bastante daquilo que o próprio Williams pensava ou já formulava respeito.

Mais especificamente, o alvo preferencial de suas críticas foi o livro *Animal dispersion in relation to social behaviour* (1962), do biólogo inglês V. [Vero] C. [Copner] Wynne-Edwards (1906-1997).⁸ Essa obra introduziu o conceito de seleção de grupo e desencadeou um prolongado e acalorado debate entre os estudiosos sobre os níveis de seleção.

O que diferencia a seleção individual da seleção de grupo? Em poucas palavras, podemos afirmar o seguinte: enquanto a **seleção individual** é um processo conduzido por diferenças nos valores de aptidão entre indivíduos coespecíficos de um mesmo grupo ou população, a **seleção de grupo** resulta de diferenças nas chances de extinção e multiplicação de grupos discretos de indivíduos. A ocorrência de seleção entre entidades de determinado nível de organização pode resultar na promoção de adaptações próprias daquele nível. Nesse sentido, do mesmo modo como estamos habituados a pensar em adaptações individuais, também seria possível falar em adaptações de grupo.

De acordo com Wynne-Edwards, a seleção natural entre indivíduos não seria capaz de explicar uma série de padrões comportamentais observados no campo. Para ilustrar essa sua afirmativa, ele chamou a atenção para alguns comportamentos sociais ou cooperativos que (aparentemente) em pouco ou nada contribuem para maximizar a aptidão individual. Esse seria o caso, por exemplo, do **autocontrole reprodutivo**, um comportamento supostamente praticado por muitas espécies animais, por meio do qual o número de filhotes produzidos por cada casal seria ajustado de modo a não esgotar os recursos disponíveis nem colocar a população em perigo de extinção. Explicar a existência de tal comportamento exigiria, portanto, tratá-lo como uma adaptação que evoluiu para beneficiar o grupo – i.e., como fruto da seleção natural operando entre grupos.

Concorde-se ou não com as ideias contidas em *Animal dispersion*, o fato é que a publicação desse livro teve o grande mérito de incitar os críticos, exigindo deles contra-argumentos claros e bem-articulados. George Williams não foi o único a se manifestar contra as ideias defendidas por Wynne-Edwards, mas talvez tenha sido o crítico mais incisivo e

⁷Esse grupo era referido como a Escola de Chicago; ver ALLEE et al. (1949) para um exemplo de livro-texto escrito pelos seus integrantes.

⁸O ponto de vista de Wynne-Edwards reapareceu em 1986 (WYNNE-EDWARDS 1986). Curiosamente, porém, embora comente nessa obra as opiniões de alguns de seus críticos, como as do biólogo inglês David Lack (1910-1973), ele sequer menciona as críticas formuladas por GCW.

detalhista. Cabe ressaltar que o argumento central do seu primeiro livro, *Adaptation and natural selection*, gira em torno justamente da afirmativa de que as adaptações caracterizam principalmente indivíduos, e não coletividades (grupos, populações, espécies), como o biólogo inglês acreditava.

No desenvolvimento do seu argumento a respeito da evolução de adaptações, Williams chamou especial atenção para a necessidade de um tratamento mais explícito e rigoroso sobre os níveis de seleção – i.e., os níveis de organização biológica (genes, organismos individuais, grupos de indivíduos etc.) potencialmente sujeitos à seleção natural. Para ele, o autor de *Animal dispersion* errou ao enfatizar o papel e a importância da seleção de grupo, deixando de lado os níveis mais fundamentais de organização.

Em apoio às suas conclusões, Williams mostrou que todos os casos analisados por Wynne-Edwards sob o prisma da seleção de grupo poderiam ser mais bem explicados por meio de seleção operando entre indivíduos ou mesmo entre genes. A questão do aparente autocontrole reprodutivo, por exemplo, poderia ser vista como mero resultado colateral de um mecanismo de ajuste para benefício próprio, notadamente quando as chances de sobrevivência na prole dependem da disponibilidade de recursos – como é o caso em muitas espécies pesquisadas. Se cada casal ajusta o tamanho de sua ninhada em função dos recursos disponíveis, o efeito geral pode dar a (falsa) impressão de que a população como um todo está praticando algum tipo de ‘controle de natalidade’.

As críticas de Williams à seleção de grupo foram bem-recebidas e suas ideias em pouco tempo se tornaram hegemônicas dentro da comunidade acadêmica. A ênfase anteriormente dada aos níveis mais elevados de organização (grupo, população, espécie) migrou para os níveis mais básicos (gene, indivíduo, família). Ao mesmo tempo em que a importância até então atribuída à premissa de que a seleção favorece o que ‘é bom para a espécie’ foi gradativamente perdendo espaço.

Nem todos, porém, abandonaram o ponto de vista tradicional, segundo o qual a evolução por seleção natural resultaria principalmente em benefícios para o grupo. Outros, ao que parece, sequer perceberam as transformações conceituais que estavam em curso. Em plena década de 1980, por exemplo, o naturalista e médico austríaco Konrad Lorenz (1903-1989), laureado com o Prêmio Nobel (1973) e um dos fundadores da etologia, insistia em descrever e explicar a persistência de certos padrões de comportamento em razão de supostos benefícios daí advindos para a espécie (e.g., LORENZ 1986).

4.1. Seleção em múltiplos níveis

De meados da década de 1960 até a década de 1980, a seleção de grupo sobreviveu como um ponto de vista minoritário, praticamente marginal. Apenas uns poucos estudiosos continuaram debruçados sobre ela, examinando as possibilidades. Então, a partir da segunda metade da década de 1980 e, mais intensamente, a partir de meados da década de 1990, a situação começou a mudar e o assunto voltou a ser mais amplamente discutido (ver BORRELLO 2005). Dessa vez, porém, com uma roupagem nova e integrando um aparato conceitual mais amplo, consistente e, por que não dizer, sofisticado.

De acordo com esse novo ponto de vista, referido atualmente como **seleção em múltiplos níveis**, a seleção natural não discrimina apenas entre os elementos que integram um determinado nível da hierarquia biológica. Ao contrário, ela pode discriminar vários níveis simultaneamente (genes, organismos individuais, grupos de indivíduos etc.), ainda que a intensidade e a frequência de tal discriminação variem com o nível de organização.

Vale ressaltar que a posição defendida por Williams – tanto em seu livro de 1966 como em obras posteriores – dava ênfase à seleção nos níveis mais fundamentais, mas não negava que a seleção pudesse ocorrer acima do nível individual (ver WILLIAMS 1996). No fim das contas, ele argumentava que a seleção acima do nível do indivíduo deve ser um fenômeno raro – levando-se em conta as circunstâncias necessárias para que ocorra – e, portanto, de alcance e importância secundários no processo evolutivo.

A popularidade da seleção em múltiplos níveis tem crescido ao longo dos últimos anos e muitos cientistas reconhecem hoje que a seleção pode ocorrer ao mesmo tempo em mais de um nível da hierarquia biológica (gene, indivíduo, família, grupo etc.), ainda que não se saiba com precisão sob que condições e até que ponto ela predomina em cada um deles.⁹ Como diferentes níveis de organização podem estar sujeitos à seleção natural, bastando para isso que haja variação hereditária nos componentes da aptidão (crescimento, viabilidade e fecundidade) de seus elementos constituintes, vários níveis podem exibir adaptações próprias. Sob determinadas circunstâncias, portanto, a seleção de grupo seria capaz de gerar características que podem ser vistas como adaptações de grupo genuínas (ver GARDNER & GRAFEN 2009).

Ainda assim, no entanto, é importante registrar que a seleção tende a ser mais frequente nos níveis mais baixos de organização – mais entre organismos individuais, por exemplo, e menos entre grupos de indivíduos. Há motivos para isso. Um deles é que a delimitação e a integridade espacial são propriedades mais efetivas entre organismos

⁹Para detalhes sobre as controvérsias em torno da seleção de grupo, ver LEIGH (2010); sobre seleção em múltiplos níveis, ver KELLER (1999) e OKASHA (2006).

individuais do que entre grupos de indivíduos – a migração de indivíduos dificulta a delimitação de grupos ou populações. Outro motivo, ainda mais importante, é que o ciclo de vida dos organismos individuais costuma ser muito mais curto do que o ‘ciclo de vida’ dos grupos e, desse modo, os indivíduos estão muito mais sujeitos a novas ‘rodadas’ seletivas do que os grupos.

A despeito de a ideia de seleção em múltiplos níveis oferecer uma visão mais pluralista do processo evolutivo, o indivíduo segue sendo considerado o nível mais corriqueiro de seleção natural, razão pela qual a grande maioria das adaptações deve se manifestar nesse nível de organização.

5. Cooperação, altruísmo e sexo

George Williams sempre se interessou por fenômenos biológicos destoantes ou paradoxais – i.e., estruturas ou processos aparentemente **maladaptativos**. A senescência foi um deles; a menopausa, outro. Caberia mencionar ainda o **comportamento cooperativo**, o **altruísmo** e a **reprodução sexuada**, três fenômenos igualmente intrigantes e em torno dos quais ainda há muitas controvérsias.

Vejamos, por exemplo, alguns problemas colocados pelo comportamento cooperativo. Se os padrões comportamentais são adaptações moldadas pela seleção natural para beneficiar primariamente o indivíduo, como podemos explicar que tantos organismos se comportem de modo altruísta – beneficiando outros indivíduos, mesmo em detrimento de si próprio? Que vantagens estariam embutidas (em termos de aptidão) nesse comportamento aparentemente desvantajoso?

Embora perguntas como essas possam ser feitas pensando em uma ampla variedade de espécies animais, o comportamento cooperativo e o altruísmo parecem ter atingido o ápice de sua manifestação entre os insetos **eussociais** (cupins, vespas, abelhas e formigas). Esses insetos vivem em **colônias**, agrupamentos de indivíduos diferenciados em castas, algumas das quais são **estéreis** – i.e., seus integrantes nunca se reproduzem. Sabendo disso, é difícil a pergunta: como a seleção natural, um processo que resulta da reprodução diferencial, pode favorecer a evolução de castas de insetos que nunca se reproduzem?

Perguntas intrigantes como essa vêm atormentando os estudiosos desde que Darwin e Wallace formularam a versão original da teoria da evolução por seleção natural. O próprio Darwin considerava que a existência de castas estéreis de insetos era um dos maiores desafios à teoria, a ponto de afirmar que, na ausência de uma explicação satisfatória sobre tal

fenômeno, a integridade da ideia de evolução por seleção natural estaria comprometida (para detalhes, ver CRONIN 1995).

Em 1957, no mesmo ano em que publicou o artigo sobre a pleiotropia antagonística, Williams e sua esposa, Doris Calhoun Williams, publicaram um artigo sobre a eussocialidade (WILLIAMS & WILLIAMS 1957). Nesse artigo, o casal chama a atenção para as possíveis implicações que o grau de parentesco poderia ter na evolução do comportamento cooperativo entre indivíduos que vivem em pequenos grupos.

O artigo do casal Williams trilhou uma linha de raciocínio e investigação que logo prosperaria. Nesse sentido, não seria exagero dizer que por pouco eles não anteciparam algumas inovações conceituais que, a partir de meados da década de 1960, mudariam para sempre o rumo dos estudos sobre o comportamento animal. Coube ao já referido William D. Hamilton apresentar essas inovações, dando origem aos conceitos de **aptidão inclusiva** e **seleção de parentesco**, tão utilizados desde então para explicar uma série de fenômenos biológicos intrigantes, notadamente a eussocialidade.¹⁰

Outra questão igualmente controversa explorada por Williams tem a ver com a evolução do sexo: por que a maioria dos seres vivos se reproduz de modo sexuado, e não por via assexuada?

Durante muito tempo a reprodução sexuada foi vista como mais um exemplo de adaptação para o 'bem da espécie'. De acordo com essa linha de raciocínio, a reprodução sexuada permitira a produção de variantes individuais, o que beneficiaria a sobrevivência do grupo em um mundo heterogêneo.

O interesse inicial de Williams pelo assunto teve a ver com a dificuldade de explicar a existência da reprodução sexuada sem recorrer à premissa do 'é bom para a espécie'. Ele já havia tratado da evolução do sexo em seu primeiro livro, mas foi na década seguinte que publicou uma obra abordando exclusivamente essa questão (WILLIAMS 1975).

Para ele, uma explicação satisfatória para a evolução do sexo deveria ser capaz de mostrar que vantagens estão embutidas nesse tipo de reprodução, de modo a compensar os seus 'custos'. Isso porque a reprodução sexuada tem um custo genético bastante significativo: afinal, enquanto os descendentes produzidos por via assexuada são cópias 100% fiéis (ou quase) de seu ancestral, esse percentual pode cair pela metade (ou menos) entre os descendentes produzidos por via sexuada.

¹⁰Recentemente, porém, um grupo de pesquisadores desafiou a noção de que a seleção de parentesco é necessária para explicar a evolução da eussocialidade; ver NOWAK et al. (2010).

Em termos evolutivos, não seria, portanto, mais vantajoso produzir clones de si mesmo, ao invés de se envolver em um processo tão custoso e trabalhoso como é a reprodução sexuada? Sob determinadas circunstâncias, podemos dizer que sim – tanto é verdade que muitas espécies só se reproduzem por via assexuada. No entanto, muitas outras só se reproduzem por via sexuada – resta, portanto, encontrar uma explicação para isso.

Williams não ofereceu respostas definitivas, mas apontou as alternativas, chamando a atenção dos estudiosos para o que estava em jogo. De resto, o assunto é controverso e o debate entre defensores de explicações diferentes continua a estimular a realização de novas pesquisas, ampliando e aprofundando o nosso nível de conhecimento.¹¹

6. A medicina darwiniana

Nas últimas duas décadas, George Williams passou a olhar mais de perto para as implicações do darwinismo no cotidiano dos seres humanos, notadamente na área médica. Seu interesse por esse assunto o levou a uma parceria intelectual com o médico estadunidense Randolph M. Nesse (1948-).

A convergência de interesses entre Williams e Nesse resultou na criação de uma nova disciplina científica, a chamada medicina evolucionista ou **medicina darwiniana**, cujo grande objetivo é entender como e por que o corpo humano é tão vulnerável a danos, especialmente a doenças. Em 1991, os dois publicaram um artigo pioneiro sobre o assunto (WILLIAM & NESSE 1991) e, em 1994, ampliaram e detalharam melhor suas ideias na forma de um livro (NESSE & WILLIAMS 1994) – intitulado, na versão em português, *Por que adoecemos: a nova ciência da medicina darwinista* (1997). Nos anos seguintes, publicaram ainda diversos artigos e capítulos de livros.¹²

Em todas essas obras, Williams e Nesse procuraram sedimentar a nova disciplina, chamando a atenção para as novidades e os benefícios (teóricos e práticos) que uma exploração sistemática da interface biologia evolutiva/medicina poderia oferecer para os envolvidos. Por diversas vezes eles chamaram a atenção para o que consideravam ser um problema particularmente grave: a ausência de biologia evolutiva nos currículos médicos – o que, de resto, vale para outros cursos da área de saúde, como enfermagem, fisioterapia e odontologia.

¹¹Ver, por exemplo, MICHOD & LEVIN (1988), incluindo um capítulo final escrito por GCW com um balanço sobre o assunto.

¹²Vários desses artigos podem ser capturados no sítio eletrônico 'Randolph Nesse Website' <http://www-personal.umich.edu/~nesse> (acesso em 4/11/2010).

Sem um conhecimento mínimo de biologia evolutiva, alegam Williams e Nesse, a formação tradicional deixa os médicos inteiramente despreparados para enfrentar questões fundamentais, do tipo: por que os seres humanos são como são, e não de algum outro jeito qualquer? Por que envelhecemos? Por que adoecemos? O que uma perspectiva evolutiva pode nos ensinar a respeito da natureza das doenças e seus respectivos sintomas? Até que ponto uma perspectiva evolutiva pode transformar a interpretação dos sintomas em algo mais preciso e seguro, notadamente no caso de doenças infecciosas? Que implicações essas melhorias poderiam ter não apenas nos procedimentos que comumente são adotados frente a tais sintomas, mas também em relação ao nosso estilo de vida atual? E assim por diante.¹³

Interpretar corretamente os sintomas de uma doença não é tarefa trivial nem desprovida de consequências. Veja o caso da anemia, uma condição caracterizada pelo baixo nível de ferro (hemoglobina) no sangue circulante. Na chamada **anemia de doença crônica**, um tipo de anemia associada a processos inflamatórios, infecciosos ou cânceres, a deficiência de ferro pode não ser uma patologia, mas sim um mecanismo de defesa do corpo. Eis um comentário do próprio George Williams a respeito do assunto (WILLIAMS 1998, p. 131-131):

Até aqui, o que é bom e o que é ruim podem ser bastante óbvios, mas considere aquela infecção por [bactérias] Streptococcus. [...] A febre e a anemia são coisas que você está fazendo às bactérias, não o que elas estão fazendo a você. [...] O paciente que parece anêmico talvez tenha todo o ferro necessário para os processos essenciais, mas recolheu grande parte do que estaria normalmente em circulação e a guardou no fígado, onde as células de Streptococcus não a alcançam.

[...] [S]e um exame de sangue mostra que os seus níveis de ferro estão baixos, o seu médico pode lhe receitar um suplemento, exatamente o que o estreptococo precisa para ajudá-lo a vencer suas defesas.

Diagnósticos mais bem informados podem sugerir ainda a adoção de novos procedimentos – alguns até mesmo contraintuitivos. Veja o caso da chamada **hipótese da higiene** (ou **hipótese dos velhos amigos**), segundo a qual a exposição a certos parasitas (notadamente vermes) durante a infância pode modular o comportamento do nosso sistema imunológico, evitando que mais tarde ele reaja de modo, digamos, exagerado, como ocorre em certas doenças alérgicas e autoimunes (ver HADLEY 2004). Com base nisso, portadores de determinados distúrbios imunológicos têm sido tratados de modo experimental por meio da

¹³Sobre a inclusão de biologia evolutiva no currículo médico, ver NESSE & WILLIAMS (1997); NESSE (2005) e NESSE et al. (2009).

ingestão deliberada de ovos de parasitas. Os resultados dessa inusitada terapêutica são promissores e parecem justificar o otimismo de alguns pesquisadores (sobre a administração terapêutica de ovos de helmintos, ver REDDY & FRIED 2009).

7. A Terra é um superorganismo?

Há uma série de estereótipos em torno do darwinismo e dos darwinistas. Um desses estereótipos – cultivado principalmente entre os chamados cientistas sociais – descreve o darwinismo como uma ideologia de direita, ao mesmo tempo em que trata os darwinistas como reacionários políticos (ver COSTA 2009). Ou pior: como reacionários políticos e defensores de programas rigorosos de controle de natalidade.

Nada poderia estar mais longe da verdade: afinal, muitos darwinistas têm defendido princípios ou assumido posições que os colocam claramente à esquerda no espectro político. Muitos outros têm assumido posições liberais, enquanto apenas uma minoria parece mesmo ter adotado posições claramente à direita. No fim das contas, nada muito surpreendente – desconfio que perfil semelhante (ou ‘pior’) possa ser obtido entre estudiosos de outras áreas das ciências naturais.

Seja como for, poucos cientistas fugiriam mais do estereótipo de darwinista reacionário do que George Williams. Nas palavras de Robert Wright (WRIGHT 1996, p. 21):

Williams [...] empenhou-se a fundo para eliminar os vestígios do sócio-darwinismo e seu pressuposto implícito de que a seleção natural seria um processo digno de obediência e imitação. Muitos biólogos compartilham seu ponto de vista e enfatizam que não podemos extrair os nossos valores morais dos seus ‘valores’. Mas Williams vai mais longe. A seleção natural, diz ele, é um processo ‘maligno’, tão grande é a dor e a morte de que se alimenta, tão profundo o egoísmo que engendra.

George tinha um senso crítico (e autocrítico) bastante aguçado, mesmo para os padrões comumente elevados que esperamos encontrar entre os cientistas. Em 1992, por exemplo, a *Quarterly Review of Biology* publicou um artigo seu intitulado ‘Gaia, o culto à natureza e falácias biocêntricas’ (WILLIAMS 1992). O título inicial era ainda mais ácido e revelador: ‘A Mãe Natureza é uma bruxa velha malvada’ [‘Mother Nature is a wicked old witch’, no original]. (Ainda não descobri porque ele não publicou o artigo com o título inicial, embora o tenha usado em outra oportunidade.)

Nesse artigo, ele critica certas noções defendidas por alguns segmentos do chamado movimento ambientalista. Um dos seus alvos foi a chamada **hipótese Gaia**, formulada

originalmente pelo químico inglês James Lovelock (1919-), segundo a qual a biota da Terra se comportaria como um superorganismo capaz de gerar, manter e regular em escala planetária as condições propícias à manutenção da vida. Apesar de controversa, essa hipótese é defendida ainda hoje por alguns cientistas respeitáveis, como a bióloga estadunidense Lynn Margulis (1938-).

Diferentemente de outros cientistas, Williams não via a natureza como um lugar idílico e inspirador – ao menos não em termos éticos e morais. Afinal, o que vemos no mundo vivo é moldado pela seleção natural e a seleção natural é um processo impessoal, míope e oportunista, incapaz de planejar ou perdoar. Justamente por isso, nós não deveríamos tomar os produtos desse processo como exemplos ou fontes de inspiração para os princípios éticos ou morais que governam a vida humana em sociedade.

A seleção natural não irá nos conduzir ao ‘melhor dos mundos possíveis’. Esse ideal só poderá ser alcançado como fruto da inteligência e do trabalho humano. E é ainda ele quem nos adverte: se, ao longo da jornada, quisermos contrabalançar ou reverter tendências evolutivas indesejáveis, nós teremos de conhecer melhor o modo como a seleção natural opera.

8. Lúcido e cordial

Referido por alguns colegas como o ‘Abraham Lincoln da biologia evolutiva’ – uma alusão à semelhança de aspecto com o ex-presidente dos EUA, principalmente por causa do tipo de barba que ambos cultivavam –, George Williams foi diagnosticado com Alzheimer em 2000-2001. Mais tarde ele também desenvolveria sintomas consistentes com a doença de Parkinson, embora nesse caso nem ele nem a família jamais tenham sido informados de um diagnóstico conclusivo.

O curso da doença (Alzheimer) não impediu que George continuasse ativo e em contato com colegas. Com a ajuda da esposa, Doris Calhoun Williams, ele continuou frequentando a SUNY até poucos anos atrás, onde ia participar de eventos acadêmicos. Nessas ocasiões, segundo comentários de colegas, “George, com todos os seus problemas, continua mais lúcido que a maioria de nós”.

Ele permaneceu intelectualmente ativo até cerca de um ano e meio atrás, quando teve uma infecção pulmonar. Conseguiu se recuperar da infecção, mas seu estado geral ficou debilitado. Nos últimos seis meses, seu estado declinou rapidamente; ele foi para um centro

de repouso, lá falecendo no último dia 8 de setembro. Até o fim, porém, manteve o temperamento cordial característico.¹⁴

George vivia com a esposa em uma casa na pequena Setauket (New York), perto do campus da Universidade de Stony Brook. Ele deixou viúva, quatro filhos e nove netos.

Referências

- ALLEE, Warder C.; EMERSON, Alfred E.; PARK, Orlando; PARK, Thomas & SCHMIDT, Karl P. **Principles of animal ecology**. Philadelphia: Saunders, 1949.
- ARKING, Robert. **Biologia do envelhecimento**, 2.ed. Ribeirão Preto: Funpec, 2008.
- BORRELLO, Mark E. The rise, fall and resurrection of group selection. **Endeavour** 29: 43-47, 2005.
- CANT, Michael A. & JOHNSTONE, Rufus A. Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 105: 5332-5336, 2008.
- COSTA, Felipe A. P. L. Falsa crítica ao darwinismo. **Simbio-Logias** 2: 204-220, 2009.
Disponível na Rede:
http://www.ibb.unesp.br/servicos/publicacoes/simbio_logias/simbio_logias_v2_n1_2009.php (acesso em 4/11/2010).
- CRONIN, Helena. **A formiga e o pavão: altruísmo e seleção sexual de Darwin até hoje**. Campinas: Papirus. 1995.
- FREEMAN, Scott & HERRON, Jon C. **Análise evolutiva**, 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- GARDNER, Andy & GRAFEN, Alan. Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation. **Journal of Evolutionary Biology** 22: 659-671, 2009.
- GRIFFITHS, Anthony J. F.; WESSLER, Susan R.; LEWONTIN, Richard C.; GELBART, William M.; SUSUKI, David T. & MILLER, Jeffrey H. **Introdução à genética**, 8.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2006.
- HADLEY, Caroline. Should auld acquaintance be forgot. **EMBO Reports** 5: 1122-1124, 2004.
- KELLER, Laurent, org. 1999. **Levels of selection in evolution**. Princeton: Princeton University Press.
- LEIGH, Egbert G., Jr. The group selection controversy. **Journal of Evolutionary Biology** 23: 6-19, 2010.
- LORENZ, Konrad. **A demolição do homem**. São Paulo: Brasiliense, 1986 [1983].

¹⁴Agradeço a Randolph Nesse, Douglas Futuyma e, muito especialmente, Judith Pitsiokos (filha caçula de George e Doris) pelos esclarecimentos prestados sobre a vida de GCW.

- MICHOD, Richard E. & LEVIN, Bruce R., eds. **The evolution of sex: an examination of current ideas**. Sunderland: Sinauer, 1988.
- MITTELDORF, Joshua. Ageing selected for its own sake. **Evolutionary Ecology Research** 6: 1-17, 2004.
- MITTELDORF, Joshua & PEPPER, John. Senescence as an adaptation to limit the spread of disease. **Journal of Theoretical Biology** 260: 186-195, 2009.
- NESSE, Randolph M. Maladaptation and natural selection. **Quarterly Review of Biology** 80: 62-70, 2005.
- NESSE, Randolph M. & WILLIAMS, George C. **Why we get sick: the new science of Darwinian medicine**. New York: Times Books, 1994.
- NESSE, Randolph M. & WILLIAMS, George C. Evolutionary biology in the medical curriculum – what every physician should know. **BioScience** 47: 664-666, 1997.
- NESSE, Randolph M. & outros 12 co-autores. Making evolutionary biology a basic science for medicine. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 107 (Suppl. 1): 1800-1807, 2009.
- NOWAK, Martin A.; TARNITA, Corina E. & WILSON, Edward O. The evolution of eusociality. **Nature** 466: 1057-1062, 2010.
- OKASHA, Samir. **Evolution and the levels of selection**. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- REDDY, Aditya & FRIED, Bernard. An update on the use of helminths to treat Crohn's and other autoimmune diseases. **Parasitology Research** 104: 217-221, 2009.
- ROSE, Michael R.; BURKE, Molly K.; SHAHRESTANI, Parvin & MUELLER, Laurence D. Evolution of ageing since Darwin. **Journal of Genetics** 87: 363-371, 2008.
- WILLIAMS, George C. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. **Evolution** 11: 398-411, 1957
- WILLIAMS, George C. **Sex and evolution**. Princeton: Princeton University Press, 1975.
- WILLIAMS, George C. Gaia, nature worship and biocentric fallacies. **Quarterly Review of Biology** 67: 479-486, 1992.
- WILLIAMS, George C. **Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought**. Princeton: Princeton University Press, 1996 [1966].
- WILLIAMS, George C. **O brilho do peixe-pônei e outras pistas para se entender o plano e o objetivo da natureza**. Rio de Janeiro: Rocco, 1998.

WILLIAMS, George C. & WILLIAMS, Doris C. Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects. **Evolution** 11: 32-39, 1957.

WILLIAMS, George C. & NESSE, Randolph M. The dawn of Darwinian medicine. **Quarterly Review of Biology** 66: 1-22, 1991.

WILSON, David S. & WILSON, Edward O. Rethinking the theoretical foundations of sociobiology. **Quarterly Review of Biology** 82: 327-348, 2007.

WRIGHT, Robert. **O animal moral – Porque somos como somos: a nova ciência da psicologia evolucionista**. Rio de Janeiro: Campus, 1996.

WYNNE-EDWARDS, Vero C. **Evolution through group selection**. Oxford: Blackwell, 1986.

MOTHER NATURE IS A WICKED OLD WITCH

Abstract

This article pays tribute to American biologist George C. Williams, who died in September 2010, contextualizing and emphasizing the importance of his work in the wider history of Darwinism.

Key words: Antagonistic Pleiotropy, Natural Selection, Obituary, Senescence.